



PHYSIOLOGISCHE PFLANZENANATOMIE

41,2

PHYSIOLOGISCHE

PFLANZENANATOMIE

VON

Friedrich Johann

DR G. HABERLANDT

O. Ö. PROFESSOR DER BOTANIK, VORSTAND DES BOTANISCHEN INSTITUTES UND GARTENS AN DER K. K. UNIVERSITÄT GRAZ

ZWEITE, NEUBEARBEITETE UND VERMEHRTE AUFLAGE

MIT 235 ABBILDUNGEN

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1896.

HERRN

PROFESSOR DR. S. SCHWENDENER

IN FREUNDSCHAFTLICHER VEREHRUNG

ZUGEEIGNET

VOM VERFASSER.

VORWORT

zur ersten Auflage.

Wenn das Gefühl einer gewissen Unzulänglichkeit keinem Autor eines wissenschaftlichen Werkes erspart bleibt, der seine Aufgabe ernst genommen, so muss sich diese Vorwort-Stimmung in verstärktem Maasse dann einstellen, wenn die herauszugebende Arbeit den ersten Versuch einer einheitlichen und abgerundeten Darstellung der Ergebnisse bildet, die eine neue Forschungsrichtung, auf wohlbegründeten Fundamenten weiterbauend, in rascher Folge zu Tage gefördert hat. Eine solche Zusammenfassung bildet den Hauptinhalt des vorliegenden Buches.

Ich bin mir der Schwierigkeiten, welche sich gegenwärtig der Abfassung einer »physiologischen Pflanzenanatomie« entgegenstellen, wohl bewusst. Allein gerade die vorliegende Arbeit lehrte mich immer deutlicher, dass diese Schwierigkeiten nicht in der Natur der Sache begründet sind, sondern blos auf der Mangelhaftigkeit unserer derzeitigen Kenntnisse beruhen. Um so nothwendiger erschien es mir aber, auch den Beweis hierfür zu erbringen, und die Gewissheit, auf einem principiell richtigen — ich will nicht sagen einzig richtigen — Standpunkte zu stehen, kam mir bei der Abfassung dieses Buches sehr zu statten.

Der vorliegende Grundriss stellt sich zunächst die Aufgabe, den Anfänger in die physiologische Pflanzenanatomie einzuführen. Auf Schritt und Tritt soll er ihm darlegen, dass anatomischer Bau und physiologische Leistung in innigem Zusammenhange stehen. Es musste desshalb auf die typischen Erscheinungen im anatomischen Bau der Pflanzen das Hauptgewicht gelegt werden; alle Abweichungen von demselben, die ja in physiologischer Hinsicht noch vielfach unaufgeklärt sind, mussten weit mehr in den Hintergrund treten, als man dies in der descriptiven Pflanzenanatomie gewohnt ist. Statt einer mehr oder minder vollständigen Aufzählung und gleichmässigen Besprechung der Einzelfälle war häufig die Schilderung eines lehrreichen Beispieles breiter auszuspinnen. — Um aber der physiologischen Pflanzenanatomie, welche besonders Ursache hat, in das »Gott schütze mich vor meinen Freunden!« einzustimmen, keine kritiklosen Anhänger zu erwerben, wurden die noch hypothetischen Dinge in diesem Buche stets ausdrücklich als solche bezeichnet oder doch wenigstens als specielle Ansichten der betreffenden Forscher hingestellt. Solch vorsichtiges Referiren und Zurückhalten der eigenen Meinung kann selbstverständlich in einem Werke, das sich zunächst als Lehrbuch giebt, und in welchem desshalb die Polemik blos principiell wichtige Fragen betreffen darf, nicht gut umgangen werden.

Ich gebe mich der Hoffnung hin, dass der vorliegende Grundriss auch dem Fachgenossen von einigem Interesse sein werde. Er wird zu beurtheilen haben, ob die physiologische Eintheilung der Gewebesysteme, wie sie in diesem Buche zum erstenmale praktisch durchgeführt wird, den Ueberblick über die Mannigfaltigkeit des anatomischen Baues der Pflanzen erleichtert und ob durch sie die einzelnen Thatsachen mit den verwandten Erscheinungen richtig und ungezwungen verkettet werden. In beiden Beziehungen war ich ernstlich bestrebt, die Vorzüge der anatomisch-physiologischen Eintheilungsweise in das rechte Licht zu setzen. Ebenso trachtete ich nach möglichster Abrundung und Gleichmässigkeit in der Darstellung der einzelnen Abschnitte. Es lag in dieser Hinsicht die Versuchung nahe, einzelne Abschnitte, wie z. B. jenen über das mechanische System, mit unverhältnissmässiger Breite darzustellen, andere dagegen über Gebühr zu verkürzen. Zur Vermeidung des letzteren Fehlers waren natürlich eigene Untersuchungen nothwendig, deren kurz zusammengefasste Ergebnisse in fast allen Abschnitten dieses Buches verstreut sind. — Einer besonderen Rechtfertigung bedarf es vielleicht, dass ich die Zellenlehre ganz in der Lehre von den Geweben aufgehen liess. Allein ich glaube, dass dies vom anatomisch-physiologischen Standpunkte aus nur consequent ist: denn die einzelne Zelle erlangt ihre physiologische Bedeutung erst im Verbande mit anderen Zellen; Bau und Anordnung lassen sich bei dieser Betrachtungsweise nicht gut trennen. —

Von den zwölf Abschnitten dieses Buches sind fünf bereits an anderer Stelle veröffentlicht worden. In Folge einer freundlichen Aufforderung von Seite des Herrn Hofrathes Prof. Dr. Schenk verfasste ich für den II. Band des von ihm herausgegebenen »Handbuches der Botanik« eine längere Abhandlung über »die physiologischen Leistungen der Pflanzengewebe«, aus welcher die Abschnitte über die Hautgewebe, das mechanische System, das Assimilationssystem, die stoffleitenden Gewebe und das Durchlüftungssystem, allerdings in vielfach erweiterter und auch veränderter Form, in das vorliegende Buch herübergenommen wurden.

Von den 140 Holzschnitten, welche das Buch illustriren, ist der grössere Theil nach Originalzeichnungen angefertigt worden. Davon sind 28 bereits in meiner oben erwähnten Abhandlung zum Abdruck gelangt; der übrige Theil wurde neu geschnitten, und es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Herrn Verleger für seine gewohnte Liberalität in dieser Hinsicht meinen besten Dank auszusprechen. —

Es sind nunmehr zehn Jahre verstrichen, seitdem durch das Erscheinen von Schwendener's »Mechanischem Princip im anatomischen Bau der Monocotylen« die anatomisch-physiologische Forschungsrichtung über das Niveau gelegentlicher, blos tastender Versuche erhoben und mit einem Schlage zu einer selbständigen, ihrer Ziele sich klar bewussten Richtung gestempelt wurde. Möge das vorliegende Buch einen befriedigenden Abschluss des ersten Decenniums bilden, auf welches die neue Richtung zurückblicken darf, und möge es zu manchen neuen Untersuchungen auf diesem Gebiete anregen!

Graz, den 3. Mai 1884.

G. Haberlandt.



VORWORT
zur zweiten Auflage.

In den zwölf Jahren, die seit dem Erscheinen der ersten Auflage dieses Buches verflossen sind, ist die physiologische Pflanzenanatomie so wesentlich gefördert worden, dass eine sehr beträchtliche Vermehrung des Inhaltes bei Bearbeitung der vorliegenden zweiten Auflage nicht zu umgehen war. Der Umfang des Werkes hat um fast 10 Bogen zugenommen, die Anzahl der Abbildungen ist um 95 vermehrt worden, wovon die grosse Mehrzahl nach Originalzeichnungen neu angefertigt wurde. Aus einem »Grundriss« ist so ein ausführliches Lehrbuch geworden — ein Handbuch wage ich es kaum zu nennen, da manche verdienstliche Arbeit unberücksichtigt, manche streitige Frage unerörtert bleiben musste. Untersuchungen, die blos zur Verbreiterung unserer anatomisch-physiologischen Kenntnisse beitrugen, ohne sie auch zu vertiefen, habe ich stets nur flüchtig berührt oder auch ganz bei Seite gelassen.

Im Plane der Darstellung, sowie in der Anordnung des Stoffes wurde keine wesentliche Aenderung getroffen. Abgesehen von der »Einleitung« hat sich im ersten Abschnitt ein ausführlicheres Capitel über den Bau und die Functionen der typischen Pflanzenzelle als wünschenswerth erwiesen. Vor dem Abschnitte über das secundäre Dickenwachsthum wurde ein neuer Abschnitt über »Apparate und Gewebe für besondere Leistungen« eingeschaltet, in welchem hauptsächlich die Bewegungsgewebe sowie die reizpercipirenden und reizleitenden Organe und Gewebe besprochen werden. Soweit auch die Thallophyten Berücksichtigung fanden, wurden die betreffenden Capitel am Schluss der einzelnen Abschnitte eingeschaltet. Endlich habe ich die beiden Abschnitte über das normale und das anormale Dickenwachsthum zu einem verschmolzen.

Auch in der vorliegenden Auflage werden in fast jedem Abschnitte die Ergebnisse neuer eigener Untersuchungen in Kürze mitgetheilt.

Schliesslich möchte ich dem Herrn Verleger für die Bereitwilligkeit, mit welcher er auf die so bedeutende Vermehrung des Umfanges und der Abbildungen meines Buches eingegangen ist, auch an dieser Stelle den besten Dank aussprechen.

Graz, am 26. September 1896.

G. Haberlandt.

INHALTSÜBERSICHT.



Achter Abschnitt. Das Speichersystem.

Neunter Abschnitt. Das Durchlüftungssystem.





Druckfehler.

Auf S. 49 letzte Zeile lies Tangl statt Tangel.
Auf S. 102 Zeile 29 lies 3. statt 2.
Auf S. 104 Zeile 33 lies 4. statt 3.
Auf S. 291 lies 4. Die Milchröhren. statt 3. Die Milchröhren.
Auf S. 361 2. Zeile von unten u. S. 362 3. Zeile von oben lies Paragalactan statt Paraglactan.
Auf S. 376 und 378 lies Blackman statt Blackmann.
Auf S. 451 4. Zeile von unten lies Istvánffi statt Istvanffy.

Einleitung.

Um die Stellung der physiologischen Pflanzenanatomie im Rahmen der wissenschaftlichen Botanik zu kennzeichnen und die Aufgaben zu schildern, deren Lösung sie anstrebt, sind zunächst die verschiedenen Richtungen der pflanzlichen Morphologie und Anatomie in Kürze zu besprechen.

Die Morphologie im weitesten Sinne des Wortes beschäftigt sich mit der wissenschaftlichen Erforschung der Formen, mit der Ausgestaltung des äusseren und inneren Baues der Pflanzen. Die Morphologie der inneren Gliederung wird, sofern sie blos den feineren Bau der einzelnen Gewebearten berücksichtigt, als Histologie, sofern sie sich auch mit der topographischen Lagerung und Anordnung der einzelnen Gewebearten in den verschiedenen Organen und in der Gesammtpflanze beschäftigt, als Anatomie bezeichnet.

Die pflanzenanatomische Forschung kann sich zunächst darauf beschränken, die einfachen Beobachtungsthatsachen vergleichend zusammenzustellen, die Merkmale der einzelnen Theile des Pflanzenkörpers, soweit es sich um seinen inneren Bau handelt, im ausgebildeten Zustande möglichst genau zu beschreiben. Dies ist die descriptive Anatomie, welche der Aufgabe gemäss, die sie sich stellt, auf jede Erklärung der beschriebenen Bauverhältnisse verzichtet.

Von einer Erklärung der anatomischen Thatsachen kann auch dann noch nicht die Rede sein, wenn die Beschreibung nicht blos die ausgebildeten Zustände, sondern auch die aufeinanderfolgenden Entwickelungsstadien der betreffenden Theile, der einzelnen Formbestandtheile und Gewebesysteme berücksichtigt. Denn damit ist noch keine Einsicht in den inneren Werdeprocess, sondern blos die Erkenntniss aufeinanderfolgender Formen und Gestaltungen gegeben. Dies ist die ontogenetische oder entwickelungsgeschichtliche Anatomie.

Von einer »morphologischen Erklärung« pflegt man bereits zu sprechen, wenn es der Forscher versucht, die einzelnen Formen von anderen abzuleiten, den gemeinsamen Ursprung verschiedener Gebilde nachzuweisen, wobei dieser gemeinsame Ursprung in der Stammesentwickelung, bei den Vorfahren derjenigen Pflanzenformen gesucht wird, welche das Object der Untersuchung bilden. Die Zurückführung verschiedener Gebilde, seien es locale Apparate oder ganze Gewebesysteme, auf gemeinsame, hypothetische Grundformen, oder anders ausgedrückt, der Nachweis der Homologien bildet die Aufgabe der phylogenetischen Anatomie.

Eine wissenschaftliche Erklärung der morphologischen Thatsachen im engeren und eigentlichen Sinne des Wortes liegt aber erst dann vor, wenn sie auf dem Boden des Causalitätsprincipes fusst. Indem wir die morphologische Eigenschaft als Wirkung auffassen, können wir nach zwei Seiten hin ihren Ursachen nachgehen: wir können entweder die Erkenntniss der wirkenden Ursachen, der »Causae efficientes«, anstreben, oder die Endursachen, die »Causae finales«, zu erforschen suchen.

Die erstere Art der Erklärung einer morphologischen Thatsache wird demnach in der Aufdeckung der chemisch-physikalischen Kräfte bestehen, welche die Herstellung, das Zustandekommen des betreffenden Baues causalmechanisch bewirken. Eine Annäherung an dieses ideale Ziel wird es schon sein, wenn für irgend ein Glied in der Kette der Causalerscheinungen, welche zu einer bestimmten morphologischen Gestaltung führt, der Zusammenhang mit dem vorhergängigen oder nachfolgenden Gliede nachgewiesen wird. Eine Vorarbeit zur Erreichung jenes Zieles wird es ferner sein, wenn für einzelne Phasen des ontogenetischen Entwickelungsganges das Eingreifen bestimmter äusserer oder innerer Kräfte oder Kraftcombinationen festgestellt wird, sollte dabei auch nicht mehr als die blosse Thatsache des Eingreifens solcher Kräfte constatirt werden. Dies ist die Aufgabe der entwickelungsmechanischen Anatomie[1]).

Eine auf der Erkenntniss der Endursachen beruhende Erklärung der morphologischen Thatsachen ist es dagegen, wenn der Nachweis des Zusammenhanges zwischen morphologischem Bau und physiologischer Leistung erbracht und gezeigt wird, dass die Ausgestaltung der einzelnen Theile mit Rücksicht auf die von ihnen zu erfüllenden physiologischen Functionen mehr oder minder zweckentsprechend ist. Mit diesem Zusammenhang zwischen innerem Bau und physiologischer Function beschäftigt sich die physiologische Anatomie[2]).

Dieselben verschiedenen Richtungen, welche die Morphologie des inneren Baues, die Anatomie, einschlägt, sind selbstverständlich auch für die Morphologie der äusseren Gliederung maassgebend. Der physiologischen Anatomie im obigen Sinne entspricht dann auf diesem Gebiete die Organographie, welche die äusserlich wahrnehmbaren Glieder des Pflanzenkörpers im Hinblick auf ihre physiologischen Leistungen, als Organe berücksichtigt.

Allen diesen einzelnen Richtungen der Morphologie ist in methodischer Hinsicht das Moment der Vergleichung gemeinsam. Die vergleichende Morphologie, resp. Anatomie ist keine besondere Richtung für sich, denn jede der oben erwähnten Richtungen muss vergleichend vorgehen, wenn sie zu wissenschaftlichen Ergebnissen gelangen will.

Das Ziel der physiologischen Pflanzenanatomie besteht nach dem oben Gesagten in der Erkenntniss des Zusammenhanges zwischen Bau und Function der einzelnen Formbestandtheile und Gewebe. Es fragt sich nun vor Allem, ob die für die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise nothwendige Voraussetzung, dass den einzelnen Formbestandtheilen auch eine bestimmte Function zukommt und dass jedem einzelnen morphologischen Merkmale eine functionelle Bedeutung

zuzusprechen ist, in allen Fällen zutrifft? Wenn es auch keinem Zweifel unterliegt, dass diese Frage in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle bejaht werden muss, so ist es andererseits sicher, dass es in den ausgebildeten Organen vieler Pflanzen vereinzelte Bestandtheile, seien es Zellen oder Zellcomplexe, giebt, welche keinerlei Aufgabe im Dienste der ganzen Pflanze zu erfüllen haben, welche mit einem Worte functionslos sind. Ebenso kommt es vor, dass sich einzelne morphologische Merkmale eines bestimmten Zellcomplexes oder Gewebes nicht aus seiner Function heraus erklären lassen, dass wenigstens ein directer Zusammenhang beider nicht nachweisbar ist.

Diese functionslosen Formbestandtheile und Merkmale im inneren Bau der Pflanzen sind von verschiedener Art; ihre Unterscheidung ist für die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise deshalb von Wichtigkeit, weil dadurch erst die natürlichen Schranken klargelegt werden, welche dieser Betrachtungsweise gesetzt sind.

Die Functionslosigkeit kann zunächst auf Functionsverlust beruhen, wobei wir zu unterscheiden haben, ob dieser Functionsverlust in der Entwickelung des einzelnen Individuums, in der Ontogenie eingetreten ist, oder in der Entwickelung der ganzen Species, Gattung oder Familie, in der Phylogenie. Einige Beispiele mögen das Gesagte erläutern. Das Markgewebe unserer meisten Holzgewächse besteht in mehrjährigen Zweigen und Aesten aus abgestorbenen Zellen und ist in diesem Alter der Aeste vollständig functionslos. In jenem Stadium aber, als die jungen, grünen Zweige noch in lebhaftem Längenwachsthum, in Streckung begriffen waren, da hatte das damals noch stark turgescirende, lebende Markgewebe eine wichtige Function zu leisten; es spielte beim Längenwachsthum eine active Rolle als Dehnungsgewebe und hatte nebenbei auch der Stoffleitung zu dienen, vielleicht auch der Stoffspeicherung. Hier trat also der Functionsverlust erst in der Entwickelung des betreffenden Organs, beziehungsweise des Individuums ein. — Verhältnissmässig seltener sind jene Fälle, in welchen sich der Functionsverlust schon während der phylogenetischen Entwickelung einstellte und die Rückbildung des betreffenden Apparates oder Gewebes zur Folge hatte. Aus Gründen, deren Erörterung nicht hierher gehört, unterliegen nämlich functionslos gewordene Organe und Gewebe einem allmählichen Rückbildungsprocesse, der schliesslich bis zu ihrer vollständigen Ausmerzung führen kann. Als Beispiel erwähne ich hier die mehr oder minder weitgehende Rückbildung der parenchymatischen Gefässbündelscheiden in den Blättern einiger Euphorbien. Diese Scheiden sind in ihrer typischen Ausbildung zur Ableitung der Assimilationsproducte des Laubblattes bestimmt. Bei den Euphorbien wird diese Function zum Theile den Milchröhren übertragen, und die functionelle Entlastung der Gefässbündelscheiden macht sich durch ihre ausgesprochene Rückbildung sehr deutlich bemerkbar. Ein anderes lehrreiches Beispiel sind die rückgebildeten Spaltöffnungsapparate der Sphagnum-Kapsel; es werden zwar die sogenannten Schliesszellen angelegt, doch wird zwischen denselben kein Spalt mehr gebildet und auch die Ausbildung der sog. Athemhöhle unterbleibt vollständig. Die Rückbildung der Spaltöffnungen, der Functionsverlust ihrer Schliesszellen, ist hier im Gefolge der gänzlichen Rückbildung und Ausmerzung des grünen Assimilationsgewebes der Sphagnum-Kapsel ein-

getreten, wodurch auch die der Durchlüftung des Assimilationsgewebes dienenden Spaltöffnungen überflüssig wurden[3]).

Der in der Ontogenie eintretende Functionsverlust ist für die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise natürlich nur von untergeordneter Bedeutung. Denn die Thatsache, dass ein bestimmter Apparat oder ein Gewebe seine Function früher einstellt, als andere Gewebesysteme, steht eben in directem Zusammenhang mit der specifischen Function des betreffenden Apparates oder Gewebes. — Aber auch der im Laufe der phylogenetischen Entwickelung eintretende Functionsverlust ist für unsere Betrachtungsweise von keiner principiellen Bedeutung. In früheren Entwickelungsperioden hat ja das betreffende Organ oder Gewebe eine bestimmte Function erfüllt und damals stand auch sein anatomischer Bau im Einklange mit dieser Function. Ist die Rückbildung nicht zu weit vorgeschritten, dann lässt sich dieser einstmals bestandene Zusammenhang zwischen Bau und Function auch gegenwärtig noch nachweisen. Bei sehr weitgehender Rückbildung aber kann es allerdings vorkommen, dass die noch vorhandenen morphologischen Merkmale nicht mehr ausreichen, um die verloren gegangene Function bestimmt erkennen zu lassen. Und dann kann natürlich auch nicht der Zweifel beseitigt werden, ob überhaupt der betreffende Formbestandtheil jemals eine bestimmte Function besessen hat. So sind z. B. die aus dickwandigen Sklerenchymzellen zusammengesetzten Steinkörperchen im Fruchtfleisch der Birnen und anderer Pomaceen für die Ueberreste einer bei den Stammeltern vorhanden gewesenen Steinhülle erklärt worden[4]). Dies ist ja möglich, doch ist die ehemalige mechanische Function dieser Steinzellgruppen aus der Dickwandigkeit allein nicht mit Sicherheit zu erschliessen. So konnte denn auch die andere Ansicht ausgesprochen werden, dass jene dickwandigen Steinzellen blos functionslose Ablagerungsstätten für Cellulose seien[5]). Solche zweifelhafte Fälle werden allerdings nur sehr vereinzelt vorkommen.

Functionslose Merkmale können ferner durch Vererbung bedingte Begleiterscheinungen des Functionswechsels sein. Wie wir später noch ausführlicher hören werden, kommt es im Laufe der ontogenetischen, besonders aber der phylogenetischen Entwickelung nicht selten vor, dass ein bestimmter Apparat, ein bestimmtes Gewebe seine ursprüngliche Hauptfunction gegen eine andere umtauscht und dabei natürlich die dementsprechenden morphologischen Veränderungen erfährt. Dabei müssen aber nicht alle morphologischen Merkmale, welche mit der früheren Function in directem Zusammenhang standen, vollständig aufgegeben werden. Diejenigen Merkmale, welche mit der neuen Function nicht im Widerspruche stehen, werden durch Vererbung oft festgehalten und erscheinen nunmehr im Hinblick auf die veränderte Function als physiologisch bedeutungslose Merkmale. Ein Beispiel wird dies noch klarer machen. An den Blatträndern der Aloë-Arten treten zum Schutze des Blattrandes unter der Epidermis palissadenförmig gestreckte, dickwandige mechanische Zellen auf, welche, wie die vorhandenen Uebergänge lehren, phylogenetisch aus typischen Assimilationszellen, nämlich aus zartwandigen, chlorophyllführenden Palissadenzellen hervorgegangen sind. Die Palissadenform der specifisch assimilatorischen Zellen steht in directem Zusammenhange mit der Function dieser Zellen, sie ist abgesehen vom Chlorophyllgehalte das wichtigste anatomisch-physiologische Merkmal derselben. Dieses Merkmal blieb beim Functionswechsel

der assimilirenden Zellen des Blattrandes durch Vererbung erhalten, weil sie die mechanische Function, welche die Zellen jetzt übernommen haben, nicht beeinträchtigt. Mit Rücksicht auf diese neue Function ist aber die Palissadenform der Zellen ein functionsloses Merkmal, denn der mechanische Schutz des Blattrandes erfordert keine zur Blattoberfläche senkrechte Streckung der mechanischen Zellen. Viel häufiger wird ja der Blattrand durch Baststränge vor dem Einreissen geschützt, deren Zellen der Blattoberfläche parallel verlaufen.

Eine andere Kategorie von functionslosen Merkmalen lässt sich auf die mechanisch nothwendigen Folgeerscheinungen von anderen, nützlichen Einrichtungen zurückführen: die mechanische Ausführung einer bestimmten, zweckmässigen Einrichtung bedingt nebenher häufig das Zustandekommen von Merkmalen, welche zwecklos sind, die aber aus mechanischen Gründen nicht zu umgehen waren; gleichwie in der Werkstatt des Schreiners beim Abhobeln der Bretter die schraubig sich einrollenden Hobelspäne entstehen, von denen blos Kinder meinen, dass sie mit Absicht zu einem bestimmten Zwecke angefertigt wurden. Diese nutzlosen Correlationsmerkmale sind natürlich nicht leicht als solche zu erkennen, denn ihr Nachweis setzt eben die vollständige Einsicht in die Entwickelungsmechanik der betreffenden nützlichen Einrichtungen voraus. Ein instructives Beispiel hierfür ist von Ambronn beschrieben worden, welcher zu zeigen versucht hat, dass die bei gewissen Pflanzen in den Aussenwänden der Epidermis auftretenden Porencanäle eine mechanisch nothwendige Folge der Druck- und Zugwirkungen vorstellen, welchen die Aussenwandungen beim Zustandekommen der Wellungen an den Radialwänden der Epidermis ausgesetzt sind. Diese Wellungen sind eine vortheilhafte mechanische Einrichtung; sie erhöhen die Festigkeit der Epidermis in tangentialer Richtung, weil durch sie eine wechselseitige Verzahnung der Epidermiszellen zu Stande kommt. Die im Gefolge dieser Verzahnung auftretenden Porencanäle sind aber nach Ambronn blos ein functionsloses Correlationsmerkmal [6]).

Die bisher besprochenen Kategorien von functionslosen Formbestandtheilen und Merkmalen im inneren Bau der Pflanzen können der anatomisch-physiologischen Betrachtungsweise Schwierigkeiten bereiten, doch setzen sie ihr noch keine principiellen Grenzen, die der Natur der Sache nach unüberschreitbar sind. Eine solche Grenze bedeuten für sie blos jene Formbestandtheile und morphologischen Merkmale, welche von allem Anfang an einer functionellen Bedeutung entbehrt haben. Wenn wir dabei von rein individuellen, mehr zufälligen Variationserscheinungen absehen und blos die durch Vererbung festgehaltenen Merkmale berücksichtigen, so fragt es sich vor Allem, ob es solche von vornherein functionslose Einrichtungen im Bau der Organismen überhaupt giebt und geben kann.

Die Antwort auf diese Frage wird verschieden ausfallen, je nach dem allgemeinen Standpunkt, auf den man sich bei Beurtheilung der phylogenetischen Entwickelung der Organismen stellt.

Vom Standpunkt der Darwin'schen Selectionstheorie aus wird jene Frage verneinend zu beantworten sein, denn wenn, wie Darwin annimmt, die individuellen Veränderungen richtungslos sind, dann konnte nur die natürliche Auslese im Kampf ums Dasein die Organismen allmählich auf höhere Entwickelungsstufen bringen, und zu complicirteren Organisationsverhältnissen fortschreiten

lassen. Alle neu auftretenden morphologischen Eigenthümlichkeiten konnten nur dann durch Vererbung fixirt werden, wenn sie sich im Kampf ums Dasein als nützlich erwiesen hatten, wenn sie eine bestimmte Leistung zum Vortheil des betreffenden Organismus übernehmen konnten. Vollständig nutzlose Merkmale dagegen konnten unmöglich erhalten bleiben. Vom Standpunkt der Selectionstheorie aus sind alle morphologischen Merkmale nützliche Anpassungsmerkmale, oder waren es wenigstens zur Zeit ihrer Fixirung.

Wenn man dagegen mit Nägeli[7]) annimmt, dass die fortschreitende Entwickelung der Organismen aus inneren, d. h. der lebenden Substanz selbst innewohnenden Gründen vor sich gegangen ist, dass durch den Kampf ums Dasein keine Auslese der vortheilhaften, sondern blos eine Ausmerzung der unvortheilhaften und nutzlosen Eigenschaften stattgefunden hat, so muss die Antwort auf die oben gestellte Frage in einem gewissen Sinne bejahend ausfallen. Ohne den Kampf ums Dasein und die mit ihm verbundene Concurrenz wären nicht nur alle vortheilhaften Eigenschaften, welche nach Nägeli durch directe Anpassung entstanden sind, sondern auch alle nutzlosen morphologischen Merkmale erhalten geblieben, weil eben beide Kategorien von Eigenschaften aus inneren Gründen mit mechanischer Nothwendigkeit sich entfalten mussten. Ist dies richtig, dann ist auch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass im Kampf ums Dasein irrelevante, zwar nutzlose, aber nicht direct unvortheilhafte Eigenthümlichkeiten im Bau der Organismen erhalten blieben, zumal dann, wenn die Concurrenz in Folge besonders günstiger äusserer Existenzbedingungen mildere Formen annimmt, wie dies z. B. im gleichmässig feuchtwarmen Tropenklima der Fall ist.

Immerhin ist aber der Kampf ums Dasein selbst in seiner mildesten Form lebhaft genug, um zu verhüten, dass sich neben dem Grundstock von nützlichen Einrichtungen auch noch eine stattliche Anzahl von nutzlosen morphologischen Eigenthümlichkeiten erhalten konnte. Ja man geht wohl kaum zu weit, wenn man annimmt, dass es von vornherein nutzlose Formbestandtheile, seien es einzelne Zellen oder ganze Gewebe, im inneren Bau der Pflanzen überhaupt nicht giebt. Wohl aber ist die in der Detailausführung aller Formbestandtheile zu Tage tretende Mannigfaltigkeit vielfach blos der Ausdruck eines inneren Gestaltungstriebes. Wir sind hiermit bei jenen so überaus häufigen Erscheinungen im morphologischen Aufbau der Pflanzen angelangt, welche man als Constructionsvariationen bezeichnen kann.

So wie z. B. der Ingenieur eine Brücke von bestimmter Tragfähigkeit, Spannweite und bestimmtem Kostenaufwande nach ganz verschiedenen Systemen construiren kann, ebenso sind im anatomischen Bau der Pflanzen verschiedene Constructionsweisen desselben Gewebesystems gleich vortheilhaft und die Natur gefällt sich gewissermaassen darin, diese Constructionen ins Endlose zu variiren und so die unübersehbare Mannigfaltigkeit des anatomischen Baues der Pflanzen herbeizuführen. Sehr häufig gewährt es allerdings einen bestimmten Vortheil, wenn gerade diese oder jene Constructionsform zur Ausführung gelangt. So ermöglichen z. B. in den biegungsfesten Halmen der Juncusarten und vieler Cyperaceen die isolirt auftretenden subepidermalen Bastrippen eine ausgiebige Zwischenlagerung von Chlorophyllparenchym, in Folge dessen die Halme leicht zu Assimilationsorganen werden. In zahlreichen Fällen ist es aber für die

Existenzfähigkeit und das Gedeihen der Pflanze ganz gleichgiltig, ob die eine oder die andere Constructionsform ausgeführt wird, und es wäre deshalb ein vergebliches Bemühen, sämmtliche Constructionsvariationen vom Nützlichkeitsstandpunkte aus erklären zu wollen. So kann z. B. die palissadenförmige Ausbildung der specifischen Assimilationszellen auf zweierlei ganz verschiedene Weise zu Stande kommen: durch einspringende Membranfalten und durch wirkliche, vollkommen ausgezogene Scheidewände. Bei ganz nahe verwandten Pflanzen (wie z. B. in der Familie der Ranunculaceen), ja selbst bei ein und demselben Individuum können beiderlei Constructionsformen ausgebildet sein und es liegt deshalb nicht der geringste Grund zur Annahme vor, dass jede der beiden Constructionsvariationen einer speciellen Anpassung entspreche. Was erzielt werden soll, ist die Palissadenform an sich; sie allein ist das Product der Anpassung an ganz bestimmte Bauprincipien. In gleicher Weise ist die Mehrzahl der verschiedenen Querschnittsformen des mechanischen Systems in biegungsfesten Organen der Ausdruck von Constructionsvariationen, welche man in ihrer Einzelausführung als rein morphologische Merkmale hinnehmen muss.

Alle Erscheinungen, mit denen sich die physiologische Pflanzenanatomie beschäftigt, besitzen den Charakter von zweckmässigen Anpassungserscheinungen. Dieselben lassen sich in zwei Gruppen eintheilen, welche allerdings durch keine scharfe Grenze von einander geschieden sind. Es giebt physiologische Anpassungen, welche darin bestehen, dass die betreffende morphologische Einrichtung (sei es ein localer Apparat, oder ein ganzes Gewebesystem) der physiologischen Function angepasst ist, welche sie im Lebensgetriebe, im inneren Haushalt der Pflanze zu vollziehen hat. Es giebt ferner biologische Anpassungen, die mit den mannigfaltigen Bedürfnissen zusammenhängen, welche sich für die ganze Pflanze aus gewissen Beziehungen zur Aussenwelt, zum Klima, Standort, und zur Thierwelt, ergeben. Gewöhnlich sind für die Ausgestaltung der einzelnen Apparate und Gewebesysteme in erster Linie die physiologischen Anpassungen maassgebend; die biologischen sind blos von secundärer Bedeutung. So spricht sich z. B. im Bau des Assimilationssystems zunächst die Anpassung an den physiologischen Vorgang der Assimilation, der Gewinnung organischer Substanz aus. Es wird für eine möglichst grosse Anzahl von assimilirenden Chlorophyllkörnern Platz geschaffen, es wird für eine möglichst rasche Abfuhr der gebildeten Assimilationsproducte gesorgt. Im Bau des Assimilationssystems kommt aber ferner auch die Anpassung an äussere Verhältnisse, an die Intensität der Beleuchtung, an den Feuchtigkeitsgehalt der Luft zur Geltung. Oder ein anderes Beispiel. Der Bau der wasserleitenden Röhren, die Verdickungsweise ihrer Wände, das Auftreten gehöfter Tüpfel steht mit dem physiologischen Vorgange des Saftsteigens im Zusammenhang. Die Anzahl und Weite der Röhren dagegen hängt mit speciellen biologischen Bedürfnissen zusammen, die sich aus den Standortsverhältnissen, wie bei Land- und Wasserpflanzen, oder aus gewissen Besonderheiten der Lebensweise, wie bei den Schlinggewächsen, ergeben. Seltener sind jene morphologischen Einrichtungen, in denen sich in erster Linie oder sogar ausschliesslich ein biologisches Bedürfniss, z. B. Schutzbedürftigkeit ausspricht. Hierher gehört z. B. das Hautsystem.

Sehr häufig kommt es vor, dass Einrichtungen, welche ursprünglich blos zu physiologischen Zwecken getroffen sind, bei gewissen Pflanzen zu speciellen biologischen Diensten herangezogen werden und dann auch eine dementspechende Umgestaltung erfahren. Hierher gehören vor Allem jene biologischen Anpassungen, welche die Beziehungen der Pflanzen zur Thierwelt regeln. Es wäre eine verfehlte Auffassung, wenn man derlei Anpassungen von vornherein und ausschliesslich eine rein biologische Bedeutung zuerkennen wollte. Wenn z. B. an den Involucralblättern von Lactuca-Arten die Milchröhren haarartige Fortsätze durch die Epidermis treiben, welche von aufkriechenden Insekten verletzt werden und nun reichlich schützenden Milchsaft austreten lassen, so ist dies eine specielle, secundäre Anpassung des Milchröhrensystems, welche mit seiner primären physiologischen Bedeutung als stoffleitendes Röhrensystem nichts zu thun hat. Ein sehr häufiges Neben- und Endproduct der Stoffwechselprocesse in der Pflanze, speciell der Eiweissbildung, ist die Oxalsäure, welche als freie Säure giftig wirkt, als schwer lösliches Kalkoxalat dagegen auskrystallisirt und so unschädlich wird. Häufig besitzen diese Krystalle eine spiess- oder nadelförmige Gestalt, und sind auf diese Weise geeignet, als »mechanisches Schutzmittel« gegen Insekten- und Schneckenfrass zu fungiren. Auch andere Endproducte des Stoffwechsels können secundär eine biologische Bedeutung erlangen.

In der physiologischen Pflanzenanatomie wird jede functionelle Anpassung, sei sie nun physiologischer oder biologischer Art im Sinne der obigen Unterscheidung, berücksichtigt. Stets wird man aber, wenn es sich um die Nachweisung der Function eines bestimmten Formbestandtheiles handelt, in erster Linie die Möglichkeit einer physiologischen Anpassung nach allen Seiten hin zu erwägen haben. Erst wenn es aussichtslos erscheint, den morphologischen Bau mit einer in das innere Lebensgetriebe des Organismus eingreifenden physiologischen Function in Zusammenhang zu bringen, wird an eine biologische Anpassung an die Aussenwelt zu denken sein. Allerdings muss hier nochmals betont werden, dass beiderlei Anpassungs-Kategorien nicht immer strenge zu sondern sind[8]).

Die Erkenntniss der thatsächlich gegebenen Anpassungen im inneren Bau der Pflanzen ist vollständig unabhängig von den verschiedenen Auffassungen und Hypothesen, welche das Zustandekommen dieser Anpassungen zu erklären suchen. Mag man die zweckmässigen Anpassungserscheinungen mit Darwin auf Grund der Selectionstheorie begreiflich machen, oder mit Nägeli die Annahme einer »directen Einwirkung« ohne Intervention der natürlichen Auslese für berechtigt halten, oder endlich auf eine naturwissenschaftliche Erklärung des Zweckmässigen ganz verzichten und dieselbe auf metaphysisches Gebiet verweisen — in allen Fällen hat man mit dem Bestehen zweckmässiger Anpassungen als etwas thatsächlich Gegebenem zu rechnen. Die physiologische Pflanzenanatomie beschreibt diese Anpassungen im inneren Bau der Pflanzen, sie giebt aber keine Erklärung ihres Zustandekommens und will auch keine geben[9]).

Schliesslich mögen an dieser Stelle noch einige historische Bemerkungen Platz finden. Dass die einzelnen Formbestandtheile des Pflanzenkörpers mit besonderen Functionen betraut sind, konnte natürlich schon den Begründern der

Anatomie und Physiologie der Pflanzen nicht vollständig entgehen. Die schützende Rolle der Epidermis und des Korkes, die Stoffleitung in den Gefässbündeln, die absorbirende Thätigkeit der Wurzelhaare etc. sind schon längst bekannte Dinge, wobei die Forschung allerdings über die Angabe der allgemeinsten Umrisse, und zusammenhangloser Einzelheiten nicht weit hinauskam. Eine planmässige und erschöpfende Darstellung des Zusammenhanges zwischen Bau und Function eines bestimmten Gewebesystems fehlte bis 1874 vollständig. In diesem Jahre veröffentlichte S. Schwendener sein grundlegendes Werk über »das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen«, in welchem zum erstenmale die Abgrenzung und Charakterisirung eines Gewebesystems nach anatomisch-physiologischen Merkmalen consequent durchgeführt wurde. Es war dies das mechanische Gewebesystem, das Skelet der Pflanzen, dessen Bau und Anordnung auf Grund seiner Function die überzeugendste Erklärung fand. In diesem Werke wurde nicht nur die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise zu einer selbständigen Forschungsrichtung erhoben, sondern auch einer neuen von physiologischen Gesichtspunkten ausgehenden Abgrenzung und Eintheilung der verschiedenen Gewebesysteme der Weg vorgezeichnet. In diesem Sinne bearbeitete ich im Jahre 1880 die »Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen«, worauf sich auch noch andere Schüler Schwendener's, wie Westermaier, Ambronn, Volkens, Tschirch, Zimmermann u. A. an dem weiteren Ausbau der physiologischen Pflanzenanatomie betheiligten. Bereits im Jahre 1884 konnte ich sodann den Versuch machen, in der I. Auflage dieses Buches eine zusammenhängende Darstellung der Ergebnisse dieser Forschungsrichtung zu geben, und auf Grund einer von mir vorgeschlagenen, anatomisch-physiologischen Eintheilung der Gewebe den allgemeinen Rahmen zusammenzustellen, innerhalb dessen die Einzelthatsachen unterzubringen waren. — Seit einer Reihe vor Jahren haben sich der neuen Forschungsrichtung noch verschiedene andere, namhafte Botaniker zugewendet und dabei höchst beachtenswerthe Erfolge erzielt.

Anmerkungen.

1) Vgl. die von W. Roux verfasste »Einleitung« zum »Archiv für Entwickelungsmechanik der Organismen«, I. Bd. 1. Heft, in welcher die Aufgaben und Methoden der entwickelungsmechanischen Morphologie eine erschöpfende und kritisch wohldurchdachte Erörterung gefunden haben. Auf unzureichender Ueberlegung beruht es aber, wenn der Nachweis, dass die äussere oder innere Ausgestaltung des Organismus von äusseren Einflüssen abhängig ist, resp. modificirt werden kann, bereits zu einer »auf dem Causalitätsprincip basirenden Erklärung« gestempelt wird. Eine solche Verwechselung, beziehungsweise Verkennung des Wesens einer Causalerklärung durchzieht z. B. die Abhandlung von F. G. Kohl über »Die Transpiration der Pflanzen«, Braunschweig 1886.

2) Im Vorwort seines Werkes »Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen«, Jena 1891, bezeichnet Ed. Strasburger die physiologische Anatomie als einen Theil der Physiologie und stellt ihr die Morphologie als rein formale Wissenschaft gegenüber, »die von allen Einflüssen frei zu bleiben hat, die sich auf die Verrichtungen erstrecken«.

Die anatomisch-physiologischen Begriffe sind nach ihm keine morphologischen. Dass dies nicht richtig ist, ergiebt sich aus der Thatsache, dass die anatomisch-physiologischen Begriffe. wie das Skeletsystem, des Palissadengewebe, das Leitbündelsystem, der Spaltöffnungsapparat etc., nicht nur physiologisch durch die betreffenden Leistungen, sondern auch morphologisch durch die entsprechenden morphologischen Merkmale charakterisirt sind. Die physiologische Morphologie, resp. Anatomie beschäftigt sich ebenso wie die übrigen Richtungen der Morphologie mit dem Bau, den Gestaltungsverhältnissen des Pflanzenkörpers, nur strebt sie von einem anderen Gesichtspunkte aus die Erkenntniss der Formen an. Strasburger ist deshalb gezwungen, die physiologische Anatomie zur Physiologie zu rechnen, weil er den Begriff der Morphologie willkürlich zu enge fasst. Wie aus dem Zusammenhange seiner Auseinandersetzungen hervorgeht, versteht er unter Morphologie stets die phylogenetische Morphologie, welche doch nur eine besondere Richtung der Morphologie im weiteren und eigentlichen Sinne des Wortes sein kann. Hat man dies richtig gestellt, dann wird man Strasburger nur zustimmen können, wenn er sagt, dass sich die physiologische Anatomie um den »morphologischen Werth« (d. h. die phylogenetische Bedeutung) der Gebilde, die sie zusammenfasst, durchaus nicht zu bekümmern hat, so wie sich andererseits die phylogenetische Morphologie nicht um die Functionen der Formbestandtheile kümmert, deren Erkenntniss sie anstrebt.

Strasburger beschäftigt sich in dem genannten Werke mit dem »Bau und den Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen«; er stellt damit bereits den anatomisch-physiologischen Begriff der »Leitungsbahnen« an die Spitze des Werkes, obgleich er im Vorwort betont, dass er sich im anatomischen Abschnitte seiner Arbeit auf den »rein morphologischen Standpunkt« stelle, dass er die morphologische Seite seiner Aufgabe streng von der physiologischen getrennt habe. Wenn ihm dies in der That gelungen wäre, so könnte ein solches Verfahren doch kaum als consequent und empfehlenswerth bezeichnet werden; denn wenn man von den Verrichtungen der einzelnen Gewebearten spricht, so ist man ja immer wieder darauf angewiesen, mit anatomisch-physiologischen Begriffen zu operiren; die Einführung »rein morphologischer« Begriffe in Auseinandersetzungen über die physiologischen Leistungen der Gewebe müsste verwirrend oder mindestens störend empfunden werden.

Ich wäre auf die im Vorworte des genannten Werkes ausgesprochenen principiell abweichenden Ansichten an dieser Stelle nicht näher eingegangen, wenn dieselben nicht von einem hervorragenden Vertreter der pflanzlichen Histologie und Anatomie in einem Werke ausgesprochen worden wären, welches als ein inhaltsreicher und wichtiger Beitrag zur physiologischen Pflanzenanatomie zu bezeichnen ist.

3) Vgl. G. Haberlandt, Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren. Sitzungsberichte der Wiener Academie, 1882. Ferner: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 17. Bd. 1886. p. 472 ff.

4) H. Potonié, Kosmos, VIII. Bd. p. 33 ff.

5) E. Strasburger, Leitungsbahnen. p. 77.

6) H. Ambronn, Ueber Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 14, p. 82 ff.

7) C. v. Nägeli, Mechanische Theorie der Abstammungslehre, München und Leipzig 1884.

8) Die Lehre von den Anpassungserscheinungen der Organismen wird häufig als »Biologie« bezeichnet, und in diesem Sinne ist in einigen Besprechungen der I. Auflage dieses Buches bemerkt worden, dass die »physiologische Pflanzenanatomie« richtiger »biologische Pflanzenanatomie« zu heissen habe. Ich kann diesem Vorschlage, obgleich es sich hierbei im Grunde genommen blos um einen Wortstreit handelt, schon aus dem Grunde nicht zustimmen, weil der Name »Biologie« von den verschiedenen Forschern in einem sehr verschiedenen Sinne gebraucht wird. Im weitesten Sinne versteht man unter Biologie die Lehre von den lebenden Wesen überhaupt, von Anderen wird unter Biologie die Lehre von sämmtlichen Anpassungserscheinungen verstanden, während wieder Andere die Biologie im engsten Sinne definiren und darunter blos die Lehre von einer bestimmten Kategorie von Anpassungen verstehen, derjenigen nämlich, welche sich aus den Beziehungen der Pflanzen zu den speciellen Verhältnissen der Aussenwelt, zum Klima, Standort, zur Thierwelt und zu anderen Pflanzen ergeben. Am häufigsten wird wohl die Biologie im letzteren Sinne definirt und ich schliesse mich diesem Gebrauche an. Die biologische Anatomie ist für mich sonach nur ein Theil der

physiologischen Anatomie, welche schon deshalb einen weiter gefassten Begriff repräsentirt, weil die Lehre von den Functionen der Organismen in altherkömmlicher Weise zur Physiologie gerechnet wird.

9) In der ersten Auflage (p. 17) stellte ich in historisch nicht ganz richtiger Weise die physiologische Pflanzenanatomie als das Ergebniss der Anwendung der Darwin'schen Lehre auf den Bau der Pflanzen hin. Wenn es auch zweifellos richtig ist, dass erst durch die Selectionstheorie bei vielen Forschern die philosophischen Bedenken zerstreut wurden, welche sie bis dahin abhielten, im Baue der Organismen nach zweckmässigen Einrichtungen zu suchen, so ist es doch andererseits eine mir auch mündlich bestätigte Thatsache, dass Schwendener in seinem Werke über das mechanische System nicht von Darwin'schen Ideen, sondern lediglich von der Vorstellung geleitet wurde, dass die im inneren Bau der höher entwickelten Pflanzen durchgeführte Arbeitstheilung auch die Ausbildung eines die nöthige Festigkeit bewirkenden Gewebesystemes zur Folge gehabt haben dürfte (vgl. Mech. Princip. p. 1).

Erster Abschnitt.

Die Zellen und Gewebe der Pflanzen.

I. Die Zelle.

A. Das Wesen und die Bedeutung der Pflanzenzelle.

Den Ausgangspunkt für die anatomische Betrachtung des Pflanzenkörpers, dieselbe mag sich von rein morphologischen oder von physiologischen Gesichtspunkten leiten lassen, bildet die Klarlegung des Begriffes der Zelle. Wir wollen zu diesem Behufe ohne jede Voraussetzung mit dem rein Thatsächlichen beginnen.

Wenn man den fadenförmigen Thallus einer Süsswasseralge aus der Gattung Oedogonium, Spirogyra etc. mikroskopisch untersucht, so findet man, dass derselbe aus einer dünnwandigen aber verhältnissmässig festen Röhre besteht, in welcher die weicheren und flüssigen Bestandtheile des Pflanzenleibes eingeschlossen sind. Diese Röhre besitzt aber keine continuirlich verlaufende Höhlung; sie wird vielmehr in gewissen Abständen durch Querwände, welche aus derselben Substanz bestehen, wie die Röhrenwandungen selbst, in einzelne Kammern oder Fächer abgetheilt; dieselben enthalten in einzelnen Portionen die vorhin erwähnten Inhaltsbestandtheile der Röhre. Der ganze Algenfaden besteht demnach aus einer Reihe scharf abgegrenzter Glieder, welche man als seine Formbestandtheile oder Formelemente ansehen kann und als Zellen bezeichnet. Der Thallus unserer Alge stellt also einen Zellfaden vor.

Untersuchen wir nun in gleicher Absicht ein einfach gebautes Moosblatt, so erkennen wir sofort, dass seine Formbestandtheile, die Zellen, nach zwei Dimensionen angeordnet sind, d. h. eine Zellfläche bilden. Dieselbe zeigt von oben betrachtet ein vielmaschiges Wandungsnetz, dessen einzelne Maschen oder Kammern aber nicht von durchaus gleicher Gestalt und Grösse sind. In der Mittellinie des Blattes beobachtet man langgestreckte Maschen, rechts und links davon besitzen die Zellen meist polygonale Umrisse und an den Blatträndern kommt es oftmals zur Bildung länglicher Zellen mit zahnartigen Vorsprüngen nach aussen.

Diese schon an Zellflächen constatirbare Verschiedenheit der Formbestandtheile des Pflanzenleibes erreicht aber ihren Höhepunkt erst, wenn die Zellen nach allen drei Dimensionen des Raumes sich anordnend einen Zellkörper

bilden. Die Vegetationsorgane aller höher entwickelten Pflanzen stellen solche Zellkörper vor. Dieselben bestehen aus Formelementen der verschiedenartigsten Gestalt und Ausbildung: da giebt es neben rundlichen und polyedrischen Zellen von isodiametrischer Form auch platten- und prismenförmige, pfriemenförmig verlängerte und zugespitzte, sternförmige und verzweigte Formelemente. Und nicht nur die Gestalt der Zellen variirt fast in's Endlose, auch die Beschaffenheit ihrer Wandungen und ihrer Inhalte ist überaus mannigfaltig.

Bei den höher entwickelten Pflanzen — speciell den Phanerogamen — gelingt im ausgebildeten Zustande der Organe der Nachweis ihres cellulären Baues nicht für sämmtliche anatomischen Bestandtheile. Noch in diesem Jahrhunderte konnte es zweifelhaft erscheinen, ob auch die wasserleitenden »Gefässe« des Pflanzenkörpers, ob die Milchsaftschläuche unter den Gesichtspunkt der allgemeinen Giltigkeit des zelligen Aufbaues gebracht werden können. Seit den Untersuchungen Mohl's, Unger's u. A. weiss man nun auf das bestimmteste, dass auch bei allen höher entwickelten Pflanzen (welche man seit de Candolle häufig als »Gefässpflanzen« bezeichnet hat und als solche in einen gewissen Gegensatz zu den »Zellenpflanzen« brachte) der zellige Aufbau wenigstens in gewissen Entwickelungsstadien ein durchgreifender ist. Die Gefässröhren der ausgebildeten Pflanze gehen nämlich aus Zellreihen hervor, deren Querwände schon frühzeitig resorbirt werden. Dasselbe gilt für die gegliederten Milchsaftschläuche und andere histologische Bestandtheile des Pflanzenleibes.

Wir haben bisher die Zelle als letzten Formbestandtheil des Pflanzenkörpers kennen gelernt. Allein die Zelle ist nicht blos in morphologischer Hinsicht eine Einheit, sondern auch in physiologischer. Sie ist nicht blos das Formelement, sondern auch das Elementarorgan der Pflanze.

Wenn man unter einem Organe im Allgemeinen das Werkzeug einer bestimmten physiologischen Leistung versteht, so ist die Zelle als ein solches elementares Werkzeug aufzufassen. Jede Zelle leistet entweder zeitlebens oder doch in gewissen Altersstadien eine bestimmte physiologische Arbeit, einen bestimmten Dienst, und die Summe dieser physiologischen Functionen aller Zellen repräsentirt und erhält das Gesammtleben der Pflanze. Die Zelle leistet nun dem Gesammtorganismus diesen Dienst entweder mittelst des festen Gehäuses, der Zellwand, die sie besitzt, oder aber mittelst ihres lebenden Zellenleibes, des Protoplasmakörpers oder Protoplasten, der von der Zellwand umschlossen wird. Mit dem physiologischen Begriffe der Zelle als Elementarorgan verbindet sich deshalb nicht nothwendig auch der Begriff des selbständigen Lebens. Die Zelle kann an sich etwas vollkommen Lebloses sein und doch dem Gesammtorganismus einen wichtigen Dienst leisten. Dies gilt z. B. von den Zellen des Korkes, des Bastes und mehrerer anderer Gewebe. In diesen Fällen ist es eben allein die Zellwand, welcher eine bestimmte Aufgabe zugetheilt ist. Nach Herstellung der Zellwand durch den lebenden Protoplasten ist dessen individuelles Leben für die Existenz des Gesammtorganismus belanglos geworden, der Protoplast ist abgestorben und oft ganz verschwunden. Wir sehen also, dass der Unterschied zwischen lebenden und todten Zellen die Einheit unserer Auffassung derselben als Elementarorgane des Pflanzenkörpers nicht beeinträchtigt[1]).

Gewöhnlich ist die Zelle als Elementarorgan zugleich ein Elementar-Organismus; mit anderen Worten: sie steht nicht blos im Dienste der höchsten

individuellen Lebenseinheit, der ganzen Pflanze, sondern giebt sich selbst als eine Lebenseinheit niedrigeren Grades zu erkennen. So ist z. B. jede von den chlorophyllführenden Palissadenzellen des Phanerogamen-Laubblattes ein elementares Assimilationsorgan, zugleich aber auch ein lebender Organismus: man kann die Zelle mit gehöriger Vorsicht von dem gemeinschaftlichen Zellverbande loslösen, ohne dass sie deshalb sofort zu leben aufhören würde. Unter geeigneten Umständen kann man sie sogar Tage lang am Leben erhalten. Je ausgesprochener aber eine Zelle als Elementarorgan fungirt, um so geringer ist begreiflicherweise ihre Selbständigkeit als Elementar-Organismus.

Wir haben die Pflanzenzelle nach den vorstehenden Auseinandersetzungen als einen Theil, als ein Organ des Ganzen kennen gelernt; wir haben aber zugleich gesehen, dass die Zelle auch selbst ein Ganzes vorstellt und ihre eigene Individualität besitzt. Es ist nun klar, dass nur jene Auffassung des Wesens und der Bedeutung der Pflanzenzelle sich vor Einseitigkeiten bewahren wird, welche diese Doppelstellung der Zelle gleichmässig berücksichtigt. Als in der Mitte unseres Jahrhunderts die Erforschung des pflanzlichen Zellenbaues von ungeahnten Erfolgen begleitet war, da neigten die hervorragendsten Forscher, wie Schleiden, Nägeli u. A. begreiflicherweise dazu, die Hauptbetonung auf die Individualität der Zelle zu legen, ihre Selbständigkeit als Elementarorganismus in den Vordergrund zu stellen. Namentlich Schleiden vertrat diesen Standpunkt in der schärfsten und man darf wohl auch sagen extremsten Weise. Das Wachsthum und die Formbildung des ganzen Organs, der ganzen Pflanze war nach dieser Auffassung ausschliesslich die Folge der Gestaltungsvorgänge in den einzelnen Zellen. Die Reaction gegen diese einseitige Auffassung des Sachverhaltes wurde von Hofmeister eingeleitet, welcher zum erstenmale das Wachsthum der einzelnen Zellen eines Organs vom Gesammtwachsthum desselben abhängig erklärte.

Der oben präcisirten Doppelstellung der Zelle entspricht es nämlich, dass sie sich bei sämmtlichen Lebensäusserungen der Pflanze theils activ, theils passiv verhält. Als Theil des Ganzen ist sie den allgemeinen Vorgängen der Formbildung und des Wachsthums unterworfen; als Elementarorganismus beeinflusst sie diese Vorgänge nach Maassgabe ihrer individuellen Stellung und Bedeutung. Betrachten wir z. B. eine von den zahllosen grünen Zellen eines Laubblattes: durch ihre assimilirende Thätigkeit beeinflusst sie die Anlegung neuer Organe, mithin das Gesammtwachsthum der Pflanze. Ihre Function wäre aber in Frage gestellt, wenn nicht das Organ, zu dessen Theilen sie gehört, das Laubblatt, in Folge bestimmter Gestaltungs-, d. h. Wachsthumsvorgänge eine flach ausgebreitete Form annehmen und sich dann vermöge seiner specifischen Art, gegenüber dem Einflusse des Lichtes zu reagiren, günstig zur Richtung der einfallenden Lichtstrahlen stellen würde. Denn da die grünen Zellen zu ihrer Assimilationsthätigkeit eine bestimmte Lichtintensität bedürfen, so muss in dieser Hinsicht entsprechend vorgesorgt sein, bevor die Zelle normal und ausgiebig zu functioniren vermag. Einestheils ist also das Gesammtwachsthum der Pflanze von der Thätigkeit der grünen Zellen und ihren Assimilationsproducten abhängig; andererseits wird eben diese Function der grünen Assimilationszellen von dem Gesammtwachsthum der Pflanze, von der Architektonik ihrer äusseren Gliederung beeinflusst und geregelt.

Diese gegenseitige Beeinflussung von Elementar- und Gesammtorganismus kann natürlich die verschiedensten Formen annehmen. Je ausgeprägter die Individualität des Einen ist, desto mehr unterliegt der Andere seinem Einflusse. Im Allgemeinen finden wir, dass die Individualität der Zelle um so ausgesprochener ist und um so mehr zur Geltung kommt, auf einer je tieferen Stufe der phylogenetischen Entwickelung sich die betreffende Pflanze befindet. Bei den niedrigsten grünen Algenformen, den Protococcoideen, ist die Individualität der gesammten Zellvereinigung so wenig ausgesprochen, dass man diese letztere überhaupt nicht als Individuum in demselben Sinne wie bei höheren Pflanzen gelten lässt. Man pflegt hier von Zellfamilien oder Zellcolonien (Cönobien) zu sprechen, indem man ausschliesslich die einzelnen Zellen als Individuen betrachtet. Die zierlichen Zellscheiben von Pediastrum, das sackartig geformte Netz von Hydrodictyon, die stacheligen Zellreihen von Scenedesmus stellen z. B. solche Zellfamilien vor. — Je höher dann andererseits die betreffende Pflanze entwickelt und je vollkommener ihre ganze Organisation ist, desto ausgeprägter erscheint die Individualität des Gesammtorganismus; dagegen tritt die Individualität der Elementarorganismen, der Zellen, zurück und wird nicht selten ganz aufgegeben. So kommt es zu einer häufigen Verschmelzung, zu einer Auflösung, Desorganisation und Zerreissung von Zellen und Zellcomplexen, zur Bildung von »Zellfusionen«, welche zu den verschiedensten physiologischen Zwecken dienen. Es werden Wasserleitungsröhren gebildet, Milchsaftschläuche, Siebröhren für den Eiweisstransport, Secretbehälter u. dgl. Auch die vielseitige Verwendung todter Zellen gehört in die Kategorie jener Erscheinungen, welche das Aufgeben der Zellenindividualität charakterisiren.

Man hat den lebenden Organismus — Thier oder Pflanze — häufig als »Zellenstaat« bezeichnet, ein Vergleich, der nach dem Vorausgegangenen vieles für sich hat und in den Hauptpunkten zweifellos richtig ist. Auch im staatlichen Organismus müssen wir ja unterscheiden zwischen der Individualität der Gesammtheit und der des einzelnen Staatsbürgers.

B. Der Bau und die Functionen der typischen Pflanzenzelle.

Im Gebrauche des Wortes »Zelle« für das Formelement und Elementarorgan des Thier- und Pflanzenkörpers spricht sich die historische Thatsache aus, dass der Entdecker der Pflanzenzellen, Robert Hooke, nur die festen Häute, die Wände derselben beobachtet hat. Der Besitz eines solchen Gehäuses ist für den lebenden Inhalt der typischen Pflanzenzelle, für den aus Protoplasma bestehenden Zellleib derselben ein charakteristisches Merkmal, welches die pflanzliche Zelle von der thierischen unterscheidet. Im Nachstehenden soll demnach zunächst das lebende Protoplasma mit seinen Organen, und dann die Zellwand in ihrem allgemeinen Verhalten geschildert werden[2]).

1. Allgemeines über das Protoplasma.

Der Protoplasmakörper der Zelle, oder auch Protoplast, wie ihn Hanstein genannt hat, ist als der eigentliche und ausschliessliche Lebensträger

der Zelle aufzufassen. Im Protoplasma vollziehen sich die chemischen Vorgänge der Ernährung und des gesammten Stoffwechsels, oder werden doch von demselben eingeleitet. Im Protoplasma findet jener mannigfaltige Kraftwechsel statt, mit welchem die inneren und äusseren Arbeitsleistungen der Pflanze verknüpft sind; Stofftransport, Wachsthums- und Reizbewegungen, Ueberwindung äusserer Widerstände etc. Im Protoplasma hat ferner jene merkwürdige Eigenschaft der Organismen ihren Sitz, welche von den Physiologen als Reizbarkeit bezeichnet wird. Vom Protoplasma werden alle jene Gestaltungsvorgänge beherrscht, welche der einzelnen Zelle sowohl, wie der ganzen Pflanze ihr specifisches Gepräge aufdrücken. Endlich werden vom Protoplasma auch alle jene Vorgänge eingeleitet und vollzogen, welche mit der geschlechtlichen und ungeschlechtlichen Fortpflanzung zusammenhängen, wobei das Plasma zugleich als Träger der erblichen Merkmale des Organismus fungirt.

Der Protoplast muss sonach ein höchst complicirt gebauter Organismus sein, denn so überaus mannigfaltige und dabei in gesetzmässiger Weise ablaufende und immer wiederkehrende Leistungen setzen eine entsprechend complicirte Structur voraus[3]). Dem scheint nun der gewöhnliche Cohäsionszustand des Protoplasmas, sein äusserlich wahrnehmbarer »Aggregatzustand« zu widersprechen. Das Protoplasma ist im Allgemeinen von zähflüssiger, schleimiger Beschaffenheit, welche immer wieder dazu verleitet hat, demselben eine innere Organisation, die ihm als lebender Substanz zukommt, abzusprechen, und es als eine Flüssigkeit, als ein complicirtes Gemisch, als eine Emulsion im physikalischen Sinne zu betrachten, in welcher sich die Lebensvorgänge nach Analogie rein physikalischer Vorgänge vollziehen, wie sie in leblosen, künstlichen Lösungen und Mischungen zu beobachten sind. In dieser Auffassung konnten manche Forscher dadurch bestärkt werden, dass die Versuche, im Protoplasma eine innere Stuctur in Form von relativ festen Fibrillen oder eines zusammenhängenden festen Netzwerkes nachzuweisen, einer schärferen Kritik nicht Stand zu halten vermögen. Dass aber in einer Substanz, welche sich äusserlich als zähflüssig zu erkennen giebt, in welcher also eine leichte Verschiebbarkeit der Theilchen vorhanden ist, trotzdem eine innere Organisation und complicirte Structur besitzen kann, mag durch einen Vergleich nahegelegt werden: Eine grosse Armee, die ins Feld rückt, ist durch ihre complicirte Organisation zu den mannigfachsten zielbewussten und einheitlichen Bewegungen und Actionen befähigt; ihre einzelnen Abtheilungen und Unterabtheilungen repräsentiren aber kein starres Gefüge, sondern sind untereinander in weitgehendstem Maasse verschiebbar, bis zur scheinbar vollständigen Auflösung im Einzelgefechte, beim Kundschafterdienst etc. Ja diese leichte Verschiebbarkeit der einzelnen Abtheilungen ist eine nothwendige Voraussetzung für die Leistungsfähigkeit der ganzen Armee, welche sich vor dem Auge des unerfahrenen Zuschauers wie ein gewaltiger Strom über das Land ergiesst. So sehen auch wir im zähflüssigen Protoplasma eine scheinbar structurlose Substanz, während doch der äusserlich wahrnehmbare flüssige Aggregatzustand nur der Ausdruck der leichten Verschiebbarkeit der Plasmatheilchen ist, ohne die das complicirte Lebensgetriebe nicht möglich wäre. Allerdings hat diese leichte Verschiebbarkeit auch ihre physikalischen Consequenzen; es treten Erscheinungen auf, welche auch an leblosen Flüssigkeiten und Gemischen zu beobachten sind. Allein mit der

Lebensstructur und dem Lebensgetriebe des Protoplasmas haben diese Erscheinungen direct nichts zu thun[4]).

Die Cohäsionsverhältnisse des Protoplasmas sind übrigens nicht an allen Stellen und zu allen Zeiten dieselben. Einzelne Theile des Plasmas haben zeitweilig oder dauernd eine festere Beschaffenheit, was zweifelsohne mit den jeweiligen Functionen der betreffenden Plasmapartien zusammenhängt.

Der überaus complicirten morphologischen Structur des lebenden Protoplasmas entspricht seine stoffliche Zusammensetzung. An seinem chemischen Aufbau sind sehr verschiedene Substanzen betheiligt, worunter in erster Linie die Eiweissstoffe zu nennen sind, die ja bekanntlich selbst wieder zu den complicirtesten organischen Verbindungen gehören, welche die Chemie kennt[5]).

So wie für die anatomische und histologische Structur des ganzen Pflanzenkörpers der Zusammenhang zwischen Bau und Function deutlich erkennbar ist, so müsste ein gleicher Zusammenhang auch zwischen der morphologischen Structur des Protoplasmas und seinen Lebensfunctionen nachweisbar sein, wenn nicht jene Structuren, um die es sich hier in erster Linie handelt, zumeist schon jenseits der Grenze mikroskopischer Wahrnehmbarkeit liegen würden. Immerhin sind wir im Stande, am lebenden Protoplasten eine Anzahl wohldifferenzirter Organe zu unterscheiden, denen bestimmte Einzelfunctionen übertragen sind.



Fig. 1. Zelle aus dem Staubfadenhaare von Tradescantia virginica. Das Protoplasma bildet einen Wandbeleg und mehrere den Zellsaftraum durchziehende Stränge. Im oberen Zellende befindet sich d. Zellkern. Vergr. 400. Nach Kühne.

Die räumliche Anordnung und Vertheilung des Protoplasmas und seiner Organe in der typischen Pflanzenzelle ist nicht immer dieselbe und hängt theils von den Entwickelungszuständen, theils von den jeweiligen Leistungen und Lebensvorgängen des Protoplasten ab. Auch äussere Reize beeinflussen die Lagerungsweise des Protoplasmas und seiner Organe. In den embryonalen Zellen der Vegetationspunkte der höher entwickelten Pflanzen wird gewöhnlich das ganze Zelllumen vom Protoplasma erfüllt. Central gelagert findet man darin sein wichtigstes Organ, den Zellkern, an dessen Oberfläche sich, wahrscheinlich allgemein verbreitet, die beiden äusserst kleinen Centrosphären oder Attractionssphären befinden. In der Nähe des Zellkerns liegen ausserdem einige etwas grössere, farblose oder blassgrüne Körperchen, die Chromatophoren. Alle diese Organe sind dem Zellplasma oder Cytoplasma eingebettet, welches sich nach aussen, gegen die Zellwand zu, durch eine Hautschicht abgrenzt. In älteren, ausgewachsenen Zellen hat sich das Bild insofern verändert, als im Plasma mit Zellsaft erfüllt Hohlräume, die Vacuolen, auftreten, die schliesslich oft einem einzigen grossen Saftraume Platz machen. Dann bildet der Protoplast mit seinen Organen einen dickeren oder dünneren Wandbeleg, welcher von Mohl als Primordialschlauch bezeichnet wurde. Nicht immer wird

aber das gesammte Plasma durch Bildung eines Saftraumes an die Wand gedrängt. Stränge und Fäden aus Cytoplasma durchsetzen nach verschiedenen Richtungen hin den Zellsaftraum und verbinden zuweilen eine centrale Plasmamasse, welche den Zellkern enthält, mit dem plasmatischen Wandbeleg.

Das Zellplasma zeigt mit Ausnahme der ruhenden Hautschicht sehr häufig mehr oder minder lebhafte Strömungserscheinungen, welche als Rotation und Circulation des Plasmas bekannt sind[6]). Auf das Aeussere dieser Plasmaströmungen, sowie auf ihre inneren Ursachen ist hier deshalb nicht näher einzugehen, weil es sich dabei um ein rein physiologisches Problem handelt. Nur auf den Vortheil, der sich daraus, wie de Vries betont hat, für die Stoffwechselvorgänge und den Stofftransport in der Zelle ergiebt, soll hier in Kürze hingewiesen werden. Durch die Plasmaströmung wird eine schnellere Mischung der in die Zelle eintretenden und in ihr sich vertheilenden Stoffe ermöglicht, welche, wenn ausschliesslich Hydrodiffusion wirksam wäre, sich nur sehr langsam ausbreiten würden. Auch die Stoffwanderung von Zelle zu Zelle wird durch die derart erzielte Mischung ansehnlich beschleunigt. Diese Bedeutung der Plasmaströmung ist deshalb nicht minder hoch anzuschlagen, weil eine mechanische Mischung auch noch auf verschiedene andere Weise erzielt werden kann. Allerdings sind die Plasmaströmungen nicht so allgemein verbreitet, wie de Vries anzunehmen geneigt war; sie kommen häufig erst in Folge von Verletzungen zu Stande, wobei die der Wundstelle benachbarten Zellen die lebhaftesten Plasmaströmungen zeigen. Diese durch den Wundreiz ausgelösten oder beschleunigten Strömungen unterstützen nun zweifellos den raschen Verlauf jener Stoffwechselvorgänge, die mit dem möglichst baldigen Heilungsprocesse verknüpft sind.

Die Richtung der Plasmaströmungen steht im Allgemeinen im Einklang mit ihrer eben mitgetheilten Function. So schlägt in gestreckten Zellen die Strömung zumeist die Längsrichtung ein, wodurch der Stofftransport möglichst beschleunigt wird. Wenn z. B. in den Fruchtträgern von Phycomyces das Cytoplasma die ganze Röhre von unten bis oben in wenigen Stunden durcheilt, so wird dadurch die Versorgung des Sporangiums mit den nöthigen Bau- und Reservestoffen in verhältnissmässig sehr kurzer Zeit erfolgen können. Bei localisirtem Dicken- und Flächenwachsthum der Zellmembran bewegen sich häufig Plasmaströme den sich verdickenden Wandpartien entlang, wie dies bereits von Crüger und Dippel bei der Entstehung von netz- und spiralförmigen Wandverdickungen beobachtet wurde, oder sie bewirken einseitige Plasmaanhäufungen an den betreffenden Stellen, wie z. B. bei der Verdickung der Aussenwände in Epidermen, bei der Verdickung der Bauchwände der Spaltöffnungszellen, bei der Anlegung und dem Spitzenwachsthum der Wurzelhaare etc.

Während in den bisher besprochenen Fällen die Richtung der Plasmabewegung von inneren Gründen bestimmt wird, ist sie in anderen Fällen von äusseren Einflüssen abhängig. Die Angaben einiger Forscher, welche durch Licht- oder Schwerkraft-Reize hervorgerufene, einseitige Plasmaansammlungen in Wurzelhaaren, Sporangienträgern etc. beobachtet haben wollen, bedürfen, soweit sie nicht bereits widerlegt sind, allerdings noch der Bestätigung. Dagegen ist es als eine sicherstehende Thatsache zu betrachten, dass jene Lageveränderungen der Chloroplasten, welche von der Intensität und Richtung des einfallenden Lichtes abhängig sind, durch bestimmte, direct nicht wahrnehmbare Plasma-

bewegungen vermittelt werden. Zum mindesten ist es sehr unwahrscheinlich, dass sich die Chloroplasten activ bewegen. Hierher gehört ferner die Beobachtung Tangl's, dass in mechanisch verletzten Zwiebelschuppen von Allium Cepa in den der Wundfläche benachbarten Zellen das Plasma an jenen Wänden sich anhäuft, welche der Wunde zugekehrt sind, und dabei auch die Zellkerne zu diesen Wänden hinführt. Hier ist es also der Wundreiz, der eine bestimmt gerichtete Plasmabewegung auslöst.

Aus all' dem geht hervor, dass man verschiedene Arten von Plasmabewegungen zu unterscheiden hat. Die direct sichtbaren Plasmaströmungen, welche nicht selten die Chromatophoren und Zellkerne mit sich reissen, sind etwas anderes, als jene nicht direct wahrnehmbaren Plasmabewegungen, welche den Zellkern in eine mit seiner Function übereinstimmende Lage bringen, oder unter dem Einflusse des Lichtes die Chloroplasten umlagern.

2. Die Plasmahaut.

Jeder Protoplast grenzt sich nach aussen durch eine besondere Hautschicht oder äussere Plasmahaut ab, welche, sofern sie mikroskopisch wahrnehmbar ist, aus hyalinem, körnchenfreiem Plasma, dem Hyaloplasma besteht, während das von der Hautschicht umschlossene Körnerplasma (Polioplasma) durch verschiedene körnige oder tröpfchenförmige Einlagerungen, die Mikrosomen, mehr oder minder getrübt erscheint. Auch gegen die in ihm enthaltenen Safträume, die Vacuolen, grenzt sich der Protoplast durch ein aus Hyaloplasma bestehendes Häutchen, die Vacuolenhaut oder innere Plasmahaut ab[7]).

Die Hautschicht besteht aus relativ festerem Plasma und regelt zufolge ihrer specifischen Structur eine Reihe von Beziehungen, welche der Protoplast zur Aussenwelt unterhält. An zellhautlosen, nackten Plasmakörpern, wie den Plasmodien der Myxomyceten, den Schwärmsporen der Algen, ist sie das Schutzorgan derselben. Bei allen Protoplasten, mögen sie von einer Zellwand umkleidet sein oder nicht, regelt sie den osmotischen Stoffverkehr derselben mit der Aussenwelt, beziehungsweise mit den benachbarten Zellen. Die Hautschicht entscheidet, wie namentlich durch die Untersuchungen Pfeffer's klargelegt wurde, über den Ein- und Austritt gelöster Substanzen, welche für die Ernährung und überhaupt für den Stoffwechsel der Zelle bedeutsam sind, oder durch denselben erzeugt werden. Dieser Stoffaustausch vollzieht sich aber nicht ausschliesslich nach physikalischen Gesetzen, sondern wird in hohem Maasse von den Lebensbedürfnissen der Zelle beeinflusst, in deren Dienst die specifische Structur der Hautschicht steht. So kann es kommen, dass den grossen Molekülen einer bestimmten Substanz der Durchtritt durch die Hautschicht gewährt wird, während den kleineren Molekülen einer anderen Substanz der Durchtritt versagt bleibt. Analoge Verhältnisse gelten auch für die innere Plasmahaut, die Vacuolenwand, deren physiologische Eigenthümlichkeiten namentlich von de Vries genauer studirt worden sind.

Die Hautschicht des Protoplasten steht ferner in Beziehung zur Zellwandbildung. Ohne hier auf die Frage einzugehen, ob sich bei der Entstehung der Zellwand die Hautschicht selbst in erstere umwandelt, kann doch als sicher behauptet werden, dass die Hautschicht, welche der wachsenden und sich ausge-

staltenden Zellwand direct anliegt, an diesen Wachsthumsprocessen unmittelbar betheiligt ist. Wenn die Zellmembran an scharf begrenzter Stelle in die Dicke wächst, oder aufgelöst wird, so muss die an diese Stelle grenzende Hautschicht activ in diese Vorgänge eingreifen, da eben derlei Wachsthums- und Resorptionserscheinungen eine Function des lebenden Protoplasmas sind. Die Hautschicht wird dabei, wie Noll betont hat, durch den Umstand unterstützt, dass sie relativ fest und in Ruhe befindlich ist und so einen localisirten Einfluss anhaltend ausüben kann. Natürlich ist mit der Anerkennung dieser Function der Hautschicht nicht gesagt, dass ihr allein active Gestaltungskraft zukommt. Wie wir später hören werden, ist es vielmehr in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Gestaltungsvorgänge der Zelle und speciell der Zellwand unter dem bestimmenden Einflusse eines anderen Organs des Protoplasten stehen, des Zellkerns nämlich, welcher die Hautschicht gewissermassen als Executivorgan benützt.

Die periphere Lage der Hautschicht bringt es mit sich, dass sie von äusseren Reizen zuerst getroffen wird, und so ist es nicht unwahrscheinlich, dass sie zugleich als reizpercipirendes Organ des Plasmakörpers fungirt. Dies wird man mit Noll besonders dann annehmen dürfen, wenn das Körnerplasma und mit ihm die übrigen Organe des Protoplasten innerhalb der Zelle in beständiger Ortsbewegung begriffen sind; denn dann kann ein einseitig wirkender Reiz als solcher nur von der ruhenden Hautschicht empfunden werden, und nur unter dieser Voraussetzung ist auch eine einseitige Reaction, eine bestimmte Richtungsbewegung möglich. Da sich übrigens in vielen Zellen auch der Zellkern dauernd in bestimmter Ruhelage befindet, so kann auch ihm die Fähigkeit zur Perception einseitig wirkender Reize nicht abgesprochen werden.

Von H. de Vries wird angenommen, dass die äussere Hautschicht, sowie auch die Vacuolenwand selbständige, autonome Organe des Protoplasten seien, welche nur aus ihresgleichen hervorgehen, nicht aber durch Neudifferenzirung aus dem Körnerplasma entstehen können. Er stützt sich dabei u. A. auf die Thatsache, dass bei mechanischen Verletzungen, z. B. beim Zerschneiden eines Vaucheria-Schlauches, die Ränder der Hautschicht sich zusammenschliessen, und dass die Vacuolenwand vom Körnerplasma künstlich abgetrennt werden kann, ohne ihre Lebensfähigkeit und die damit verbundene Structur alsbald einzubüssen; er beruft sich ferner auf die Beobachtungen Went's, wonach die Vacuolen ganz allgemein verbreitet sind und sich nur durch Theilung vermehren; scheinbar neu entstehende Vacuolen sollen aus vorgebildeten plasmatischen Vacuolenbildnern, den »Tonoplasten« hervorgehen, wie Went und de Vries die ersten Anlagen, doch auch die ausgebildeten Vacuolenhäute nennen. — Dieser Auffassung gegenüber vertritt Pfeffer die Ansicht, dass Hautschicht und Vacuolenwand keine autonomen, den Zellkernen und Chromatophoren an die Seite zu stellenden Organe des Protoplasmas seien, sondern nach Bedarf aus dem Zellplasma durch Neudifferenzirung entstehen können. Das Zellplasma besitzt in sich selbst die Fähigkeit, sich gebotenen Falls gegen aussen sowohl, wie gegen innere Safträume durch Bildung einer besonderen Hautschicht abzugrenzen. Die wichtigste Beobachtungsthatsache, welche Pfeffer für diese Auffassung geltend macht, besteht in der künstlichen Neubildung von Vacuolen in Myxomyceten-Plasmodien durch Einführung von Asparagin- und Gypskryställchen, welche sich von normalen Vacuolen in nichts unterscheiden. — Es ist hier nicht am Platze,

auf diese verschiedenen Ansichten näher einzugehen. Doch mag nicht unerwähnt bleiben, dass wohl auch eine vermittelnde Auffassung zulässig ist, sofern man nur zugiebt, dass es verschiedene Ausbildungsstufen der Hautschicht und Vacuolenwand geben kann. Wenn die Plasmahaut blos ein Schutzwall und Regulator des Stoffverkehrs ist, wird sie wohl kaum als autonomes Organ zu betrachten sein. Je complicirter jedoch ihre Structur sich gestaltet, je mehr sich in ihren Leistungen die auch im Protoplasten durchgeführte Arbeitstheilung ausspricht, desto bestimmter wird auch die Selbständigkeit der Plasmahaut werden und sich in gewissen Fällen bis zur vollständigen Autonomie steigern. In ähnlicher Weise haben wir uns ja auch die später zu besprechende Autonomie des Zellkerns und der Chromatophoren entstanden zu denken.

3. Der Zellkern.

Der Protoplast der typisch entwickelten Pflanzenzelle enthält stets einen scharf individualisirten Körper, den Zellkern, welcher sich schon durch die Constanz seines Vorkommens und die Einheitlichkeit seines inneren Baues als ein sehr wichtiges Organ des Protoplasten zu erkennen giebt.

Der Zellkern besitzt als wesentlichsten Bestandtheil ein zartes Gerüstwerk, welches aus durcheinander gewundenen Fäden besteht, die überdies noch durch zahlreiche Anastomosen mit einander verbunden sind. Die genauere Untersuchung dieses Kerngerüstes ist nur nach vorausgegangener Fixirung und Färbung des Präparates möglich. Man findet dann, dass in den nicht oder nur wenig tingirbaren Fäden sehr stark gefärbte Körnchen liegen, die man als Chromatinkörnchen bezeichnet. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass in ihnen die für die chemische Zusammensetzung des Zellkerns charakteristischen Nucleïnkörper enthalten sind. In den Windungen des Kerngerüstes liegt das meist kugelige, stärker lichtbrechende Kernkörperchen oder Nucleolus, der sich schon durch sein Tinctionsvermögen von den Chromatinkörnchen unterscheidet. Häufig treten zwei oder auch mehr Nucleolen auf. Die Maschen des Kerngerüstes werden von homogenem Kernsaft ausgefüllt und gegen das Zellplasma zu erscheint der Kern durch eine Plasmahaut, die Kernwand abgegrenzt, von der es noch unentschieden ist, ob sie dem Kern selbst angehört oder von dem ihn umgebenden Zellplasma gebildet wird[8]).

Die Form des Zellkerns steht bis zu einem gewissen Grade wenigstens mit der Form der betreffenden Zelle in Zusammenhang. In isodiametrischen Zellen ist er gewöhnlich von runder Gestalt, kugelig oder scheibenförmig, in langgestreckten Zellen ist er häufig stab- oder spindelförmig gestreckt. Doch kommen nicht selten auch Ausnahmen von dieser Regel vor. In manchen Bastzellen (z. B. bei Linum) sind die kleinen Zellkerne kugelig, in den Spaltöffnungszellen von Ornithogalum umbellatum sind sie mondsichelförmig gekrümmt. Bei verschiedenen Gräsern sind die Kerne der ebengenannten Zellen der Form der Zelllumina entsprechend von hantelförmiger Gestalt. Selten sind die Kerne gelappt, wie in den Pollenkörnern verschiedener Angiospermen, oder mit spitzen, fein ausgezogenen Fortsätzen versehen, wie in der Epidermis des Laubblattes von Ornithogalum umbellatum, und in den Blattstielhaaren von Pelargonium roseum und zonale. Uebrigens scheinen derlei Abweichungen von der typischen Form

der pflanzlichen Zellkerne mit ihrer Function in keinem Zusammenhange zu stehen.

Was die Grösse der Zellkerne anlangt, so ist dieselbe theils eine specifische Eigenthümlichkeit bestimmter Pflanzengruppen, theils steht sie zur physiologischen Function der betreffenden Zellen und Gewebearten in Beziehung. In ersterer Hinsicht ist auf die verhältnissmässig bedeutende Grösse der Zellkerne bei den Coniferen und Monokotylen hinzuweisen, während sich wieder die Pilze durch auffallend kleine Kerne auszeichnen. Unter den Dikotylen besitzen die Ranunculaceen und Loranthaceen relativ grosse Kerne. In Bezug auf die einzelnen Gewebearten wäre hervorzuheben, dass vor Allen die embryonalen Gewebe verhältnissmässig grosse Zellkerne aufweisen. Nach Messungen von Strasburger stellt sich hier das Verhältniss des Kern- zum Zelldurchmesser annähernd wie 2 zu 3; übrigens haben von Fr. Schwarz angestellte Messungen gelehrt, dass die Grösse der Kerne beim Uebergang der embryonalen in Dauergewebe noch zunimmt, um dann später, wenn das Wachsthum im Erlöschen begriffen ist, allmählich wieder abzunehmen[9]). Schon Sachs hat aus der relativen Grösse der Zellkerne in den Bildungsgeweben auf eine organisatorische Bedeutung derselben geschlossen. — Relativ grosse Zellkerne besitzen ferner in der Regel die Drüsenzellen, was wieder auf eine Beeinflussung der Stoffwechselvorgänge seitens des Zellkernes hinweist.

Die typische Pflanzenzelle besitzt blos einen Kern. Bei den höher entwickelten Pflanzen sind, wie Treub gezeigt hat, die langgestreckten Bastzellen und Milchröhren verschiedener Species aus den Familien der Euphorbiaceen, Asclepiadaceen, Apocynaceen und Urticaceen mehr- bis vielkernig, was zweifelsohne mit der bedeutenden Grösse dieser Zellen zusammenhängt. Mag die Function des Kernes was immer für eine sein, so ist doch klar, dass es in einer räumlich sehr ausgedehnten Zelle von Vortheil sein muss, wenn statt eines einzigen grossen Kernes eine Anzahl kleinerer auftritt, die sich gleichmässig in der Zelle vertheilen. Unter denselben Gesichtspunkt fallen auch die mehrkernigen Zellen verschiedener Algen und zahlreicher Pilze. Dagegen ist die von Johow beobachtete Mehrkernigkeit alternder Parenchymzellen verschiedener Monokotylen, z. B. bei Tradescantia, eine Zerfallserscheinung des Zellkerns; die Vermehrung der Kerne erfolgt hier durch einfache Fragmentation des alternden Kerns, welche in functioneller Beziehung wahrscheinlich bedeutungslos ist[10]).

Dass ein so constant vorkommendes und auffallendes Organ des Protoplasten, wie der Zellkern, im Leben der Zelle eine höchst wichtige Rolle spielt, ist zweifellos, und zahlreiche Forscher haben sich seit mehr als einem Jahrzehnt bemüht, von verschiedenen Seiten her Einblicke in die Function des Zellkerns zu gewinnen[11]).

Wenn man von früheren unzulänglichen Versuchen absieht, so hat zunächst das Verhalten der Kerne der Sexualzellen — der Spermatozoen und Eizellen — beim Befruchtungsvorgang, eine bestimmte Auffassung von der Bedeutung des Zellkerns gezeitigt. Indem man das Wesentliche der Befruchtung in der Vereinigung des Spermakerns mit dem Eikerne sah, gelangte man zu der Vorstellung, dass der Zellkern als Träger der erblichen Eigenschaften des Organismus fungire, dass er der alleinige Träger des Idioplasmas im Sinne Nägeli's sei. In dieser Eigenschaft beinflusst und bestimmt

er sodann bei der Entwickelung der Zelle ihre specifischen Gestaltungs- und Wachsthumsvorgänge. Wenn nun auch später gezeigt worden ist, dass bei der Befruchtung nicht blos die Kerne, sondern auch andere Theile des Protoplasten miteinander verschmelzen, so darf doch daraus nicht gefolgert werden, dass der Verschmelzung der Kerne bei der Befruchtung nicht jene Bedeutung zukommt, die man ihr bisher beigelegt hat. Denn nicht die blosse Thatsache der Verschmelzung war es, welche zu jener Ansicht geführt hat, sondern die ganz bestimmte Art und Weise, wie diese Verschmelzung vor sich geht.

Die derart gewonnene Vorstellung von der Bedeutung des Zellkerns als Trägers der erblichen Eigenschaften, als eines Organs, das die Gestaltungs- und Wachsthumsvorgänge der Zelle beherrscht, wurde alsbald von zoologischer wie von botanischer Seite durch das physiologische Experiment zu prüfen versucht. Man studirte die Beziehungen des Zellkerns zu den Regenerationserscheinungen einzelliger Organismen und beobachtete das verschiedene Verhalten von kernlosen und kernhaltigen Theilstücken des Protoplasten. So wurde botanischerseits von Klebs gezeigt, dass, wenn durch Plasmolyse in 16—25procentiger Rohrzuckerlösung die Plasmakörper von Zygnema-, Spirogyra- und Oedogoniumfäden in kernlose und kernhaltige Theilstücke zerschnürt werden, blos letztere sich mit einer neuen Zellmembran umkleiden, in die Länge wachsen und die ganze Zelle überhaupt vollständig regeneriren. Das Gleiche wurde von mir für die Haare verschiedener Cucurbitaceen festgestellt, in denen durch ungleich starke wulstförmige Verdickung der Aussenwände die Protoplasten nicht selten in zwei getrennte Theile zerlegt werden. Wenn nun die Membranbildung fortdauert, so bildet nur jene Hälfte des Protoplasten neue Zellhautschichten, welche sich im Besitze des Kernes befindet (Fig. 2). Ferner wurde von Schmitz und mir constatirt, dass isolirte Plasmaballen und -klümpchen verschiedener vielkerniger Schlauchalgen (z. B. von Valonia, Siphonocladus, Vaucheria) sich nur dann mit einer Zellhaut umkleiden und als selbständige neue Zellen am Leben bleiben, wenn sie zum mindesten einen Zellkern enthalten. An entzweigeschnittenen Schläuchen von Vaucheria habe ich ferner beobachtet, dass von der Wundstelle nur die Chlorophyllkörner zurückgezogen werden, nicht aber auch die kleinen zahlreichen Zellkerne, welche sich so in nächster Nähe der die Wunde verschliessenden neuen Zellhaut befinden.

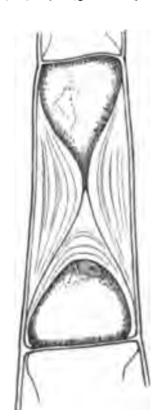


Fig. 2. Zelle eines Haares von Sicyos angulatus. Die kernhaltige Hälfte des zerschnürten Protoplasten hat sich eingekapselt.

An letztere Thatsache schliessen sich jene Beobachtungen an, welche ich über die Lage des Zellkerns in sich entwickelnden Pflanzenzellen angestellt habe. Dieselbe ist nämlich häufig keineswegs regellos: der Kern befindet sich meist in grösserer oder geringerer Nähe derjenigen Stelle, an welcher das Wachsthum am lebhaftesten vor sich geht oder am längsten andauert; dies gilt sowohl für das Wachsthum der ganzen Zelle als solcher, wie auch speciell für das Dicken- und Flächenwachsthum der Zellhaut. Zuweilen stellen Plasmastränge eine Verbindung der Kerne mit den Wachsthumsstellen auf kürzestem Wege her.

So liegen z. B. in den jungen Epidermiszellen, deren Aussenwände sich stärker verdicken, als die Seiten- und Innenwände, die Zellkerne in der Regel den ersteren an. Sind die Zellen ausgewachsen, so rücken die Kerne häufig auf die Seiten- und Innenwände hinüber. Bei Aloë verrucosa besitzt jede Epidermiszelle des Laubblattes eine kurze solide Membranpapille, welche in der noch jungen Zelle als eine scharf umschriebene polsterförmige Membranverdickung angelegt wird (Fig. 3 *B*). Der Zellkern lagert sich diesem Zellhautpolster unmittelbar an und verbleibt in dieser Stellung, bis die Verdickung der Aussenwand vollzogen ist (Fig. 3 *C*). Dann zieht er sich häufig wieder zurück. An Frucht- und Samenschalen treten nicht selten Oberhäute mit innenseitig verdickten Wandungen auf. Hier sieht man, wie z. B. bei Carex und Scopolina, die Kerne den sich verdickenden inneren Wänden angelagert (Fig. 3 *D*). — Auch bei localisirtem Flächenwachsthum der Zellhaut ist in der Regel die Nähe des Kerns zu beobachten. So erfolgt z. B. die Anlegung eines Wurzelhaares von Pisum sativum u. A. stets durch Ausstülpung der über dem Zellkern gelegenen Partie der Aussenwand (Fig. 3, *A*). Dem ausgesprochenen Spitzenwachsthum der Wurzelhaare entspricht es ferner, dass sich der Zellkern fast immer im Ende des Haares aufhält. Bei Brassica Napus kommen verzweigte, doch einzellig bleibende Wurzelhaare vor; nur jener Ast zeigt ein bevorzugtes Längenwachsthum, welcher sich im Besitze des Kernes befindet. — Aus diesen und einer Reihe anderer, analoger Beobachtungen ist zu schliessen, dass der Kern bei den Entwickelungsvorgängen der Zelle eine bestimmte Rolle spielt. Im Hinblick auf die schon früher mitgetheilten Thatsachen liegt die Annahme nahe, dass diese Rolle dem Kern als Träger des die Entwickelung beherrschenden Idioplasmas zukommt.

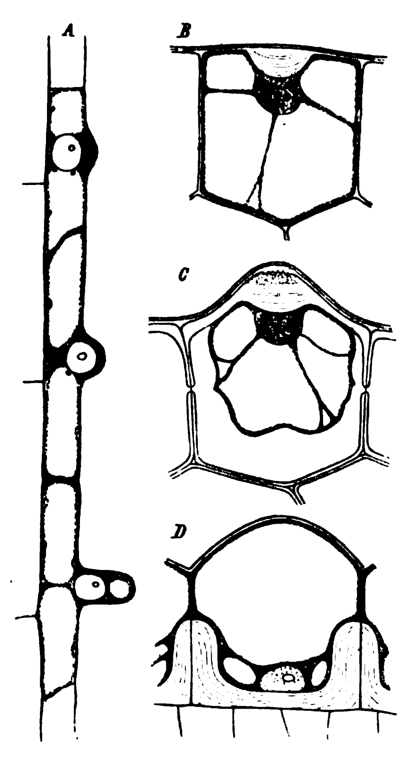


Fig. 3. Kernlagerungen in sich entwickelnden Pflanzenzellen. *A* bei der Entstehung der Wurzelhaare von Pisum sativum; *B* und *C* bei der Entstehung der Zellwandpapillen der Epidermiszellen von Aloë verrucosa; *D* bei der Membranverdickung der Samenschalenepidermis von Scopolina atropoides.

Bereits von zoologischer Seite wurde darauf hingewiesen, dass bei Regenerationsvorgängen sich auch eine Nachwirkung des Kerneinflusses geltend machen könne. Auf solche Weise sind wohl auch die merkwürdigen Versuchsergebnisse Palla's zu deuten, welcher an isolirten kernlosen Plasmaklümpchen aus Pollenschläuchen und Wurzelhaaren etc. unzweifelhafte Membranbildung constatiren konnte.

Die fundamentale Bedeutung, welche dem Zellkerne bei den Entwickelungsvorgängen der Zelle zukommt, hat mehrfach dazu verleitet, ihn auch als

ein die Lebenserscheinungen der ausgebildeten Zelle beherrschendes Centralorgan aufzufassen. Dass man hierin zu weit gegangen ist, lehrt das Verhalten kernloser Theilstücke des Protoplasten. In solchen Plasmapartien dauert die Athmung fort, die Bewegungserscheinungen, wie Plasmaströmung und Wimperbewegung, dauern noch längere Zeit an, und auch die Assimilationsthätigkeit der Chloroplasten wird nicht sistirt. Bei den Conjugaten findet in kernfreien Stücken des Protoplasten auch Stärkebildung statt, die bei Funaria jedoch unterbleibt. Sehr bemerkenswerth sind die Beobachtungen, welche Gerassimoff an kernlosen Zellen verschiedener Conjugaten, speciell Spirogyra, anstellte. Die Kernlosigkeit beruhte in diesen Fällen darauf, dass bei der Zelltheilung beide Tochterkerne ausnahmsweise einer einzigen Tochterzelle zufielen, während die andere Tochterzelle kernlos blieb. Dieses Ergebniss konnte auch künstlich dadurch erzielt werden, dass nach Beginn der Zelltheilung die Theilung des Kernes durch Abkühlung unterbrochen wurde. In solchen kernlosen Zellen spielten sich zwar die vorhin erwähnten Lebenserscheinungen ab, allein nach einigen Wochen gingen die Zellen stets zu Grunde. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen schädliche äussere Einwirkungen war eine geringere, auch wurden sie häufiger von gewissen Schmarotzerpilzen befallen. Daraus geht also hervor, dass trotz der Unabhängigkeit gewisser Lebensvorgänge vom Zellkern derselbe auch in der ausgebildeten Zelle eine sehr wichtige Rolle spielt, obgleich wir sie vorläufig noch nicht näher bezeichnen können.

Eine merkwürdige Ausnahme von der allgemein giltigen Regel, dass der lebende Protoplast des Zellkerns nicht entbehren kann, bilden die aus Zellen hervorgegangenen Glieder der Siebröhren, d. h. der eiweissleitenden Röhren der höher entwickelten Pflanzen. Ihr Plasmakörper bleibt in Gestalt eines dünnen Wandbeleges am Leben, obschon ihre Zellkerne frühzeitig aufgelöst werden. Allerdings lässt sich nicht mit Bestimmtheit behaupten, dass die Plasmakörper der Siebröhrenglieder dem Kerneinfluss überhaupt gänzlich entrückt sind. Die an die Siebröhren angrenzenden »Geleitzellen« besitzen grosse Zellkerne, deren Einfluss sich vermittelst der später zu besprechenden »Plasmaverbindungen« auch auf das Plasma der Siebröhrenglieder erstrecken könnte. Gewöhnlich wird ja in einkernigen Zellen die Grenze der Wirkungssphäre des Zellkerns mit der Zellgrenze zusammenfallen. Doch ist nicht ausgeschlossen, dass der Einfluss gewisser Kerne darüber hinausreicht. Wir können hierüber um so weniger etwas Bestimmtes sagen, als wir noch nicht einmal wissen, ob der Zellkern durch dynamische oder stoffliche Einwirkung die übrigen Theile des Protoplasten beeinflusst.

Während man früher glaubte, dass der Zellkern durch Neudifferenzirung aus dem Zellplasma entstehen könne (»freie Kernbildung«), wissen wir jetzt auf das Bestimmteste, dass die Zellkerne nur aus ihresgleichen durch Theilung hervorgehen. Die Kernbildung beruht also stets auf Kerntheilung; alle Zellkerne, die der ausgebildete Organismus besitzt, sind Nachkommen des Kernes der Keimzelle, die entweder eine befruchtete Eizelle oder eine ungeschlechtlich erzeugte Spore sein kann. Nur ausnahmsweise sind bereits in der Keimzelle mehrere Kerne enthalten (Uredosporen, Pertusariasporen). Der Kern der Keimzelle stammt wieder direct von einem Kerne des elterlichen Individuums ab. — Da sich in einkernigen Zellen der Vorgang der Kerntheilung in complicirter

Weise mit der Theilung der ganzen Zelle combinirt, so soll darauf erst bei Besprechung der Zelltheilung näher eingegangen werden.

Bei allen Pflanzen, von den echten Algen und Pilzen aufwärts, ferner bei allen Thieren, zeigt der Zellkern einen so übereinstimmenden Bau, dass man ihn als ein phylogenetisch einheitliches Organ des Protoplasten betrachten muss. Derartige Zellkerne lassen sich nun bei den niedrigsten Organismen, den Spaltpflanzen oder Schizophyten, nicht nachweisen. Die in ihren Protoplasten vorhandenen »Centralkörper«, welche besonders von E. Zacharias, Bütschli und Palla[12]) genauer studirt worden sind, weichen nämlich in ihrem Bau und ihrem ganzen Verhalten von typischen Zellkernen zu sehr ab, als dass man sie diesen als gleichwerthige Organe an die Seite stellen dürfte. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass der Centralkörper der Schizophytenzelle ein dem Zellkern phylogenetisch verwandtes und auch functionell analoges Organ des Protoplasten vorstellt. — Hegler's neueste Angabe, dass sich die Centralkörper verschiedener Spaltalgen wie typische Zellkerne theilen, bedarf noch der Bestätigung.

4. Die Chromatophoren.

Eine blos den Pflanzen eigenthümliche Kategorie von Organen des Protoplasten bilden die Chromatophoren, welche in allen Gewächsen, die Pilze ausgenommen, gefunden werden. Doch kommen sie nicht in allen Geweben und Zellen der Pflanzen vor, und wo sie in grosser Zahl vorhanden sind, hängt dies direct mit der physiologischen oder biologischen Leistung der betreffenden Gewebeart zusammen.

Die Chromatophoren sind Plasmagebilde, welche durch den Besitz von Pigmenten, oder wenigstens durch die Fähigkeit, Pigmente zu bilden, gekennzeichnet sind. Man unterscheidet sonach seit den in mehrfacher Hinsicht grundlegenden Untersuchungen A. F. W. Schimper's drei Arten von Chromatophoren: die Chloroplasten, die Chromoplasten und die Leukoplasten[13]).

Die Chloroplasten oder Chlorophyllkörper sind durch einen grünen Farbstoff, das Chlorophyll, tingirt, neben welchem auch noch ein gelber Farbstoff, das Xanthophyll, auftritt. Bei den nicht grünen Algen wird die grüne Farbe des Chlorophylls durch andere Pigmente, bei den Phäophyceen durch das braune Phycophäin, bei den Rhodophyceen durch das rothe Phycoerythrin verdeckt. Die Chloroplasten sind bei den Algen von sehr verschiedenartiger Gestalt, bei den höher entwickelten Pflanzen dagegen meist scheibenförmig, als »Chlorophyllkörner« entwickelt. Die Function der Chloroplasten ist eine überaus bedeutungsvolle; sie sind die Organe der Kohlenstoffassimilation in der Zelle und als solche für das Assimilationsgewebe der höheren Pflanzen charakteristisch. Obgleich sie in geringerer Anzahl auch in verschiedenen anderen Gewebearten und Zellen vorkommen, so sind sie doch kein integrirendes Organ der typischen Pflanzenzelle und können deshalb erst im Abschnitte über das Assimilationssystem eingehender besprochen werden.

Die Chromoplasten sind durch untereinander verwandte Farbstoffe gelb bis roth gefärbt. Der Farbstoff tritt in der plasmatischen Grundsubstanz des Chromoplasten entweder in amorphem Zustande auf, oder besser gesagt in Form von kleinen Tröpfchen (Grana), welche dem farblosen Plasma eingelagert sind;

oder der Farbstoff ist krystallisirt und erscheint in Gestalt von tafel- bis stabförmigen, zumeist aber überaus dünnen verbogenen Farbstoffkrystallen, welche einzeln oder zu Büscheln vereinigt im Plasma des Chromoplasten eingebettet sind (Fig. 4, *B*). Zuweilen enthält ein und derselbe Farbstoffkörper zwei verschiedene Pigmente, so z. B. im Fruchtfleisch von Lycopersicum esculentum und Solanum dulcamara, wo gelbe Grana und rothe Krystalle vereinigt auftreten. Ausser den Farbstoffkrystallen enthalten die Chromoplasten häufig auch Eiweisskrystalle. — Die Form der Chromoplasten (Fig. 4) ist eine rundliche, spindelförmige oder unregelmässig zackige, und wird sehr häufig durch die Gestalt ihrer krystallinischen Einschlüsse beeinflusst oder direct bestimmt. Eine ernährungsphysiologische Bedeutung kommt den Chromoplasten nicht zu, wohl aber sind sie in biologischer Hinsicht von Nutzen, indem sie die lebhaft gelben und rothen »Lockfarben« vieler Blumenblätter und Früchte bedingen.

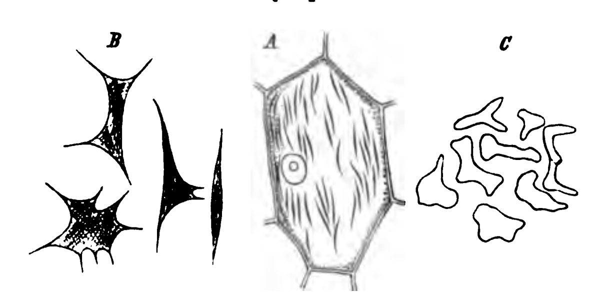


Fig. 4. *A* Zelle aus einem Perigonblatt von Hemerocallis fulva mit spindelförmigen Chromoplasten. *B* Chromoplasten aus dem Fruchtfleisch von Sorbus aucuparia mit einem dichten Gewirr von fädigen Farbstoffkrystallen. *C* Gelappte Chromoplasten der Blüthenblätter von Genista tinctoria. *A* und *B* nach A. F. W. Schimper.

Die Leucoplasten sind farblose Chromatophoren, denen jedoch in vielen Fällen die Fähigkeit zukommt, Pigmente zu bilden und so zu Chloro- und Chromoplasten zu werden. Meist sind sie von kleiner, kugeliger Gestalt, die zuweilen durch eingeschlossene Eiweisskrystalle, oder durch eingelagerte Stärkekörner modificirt wird. Ihre physiologische Rolle ist eine verschiedenartige. In jungen embryonalen Geweben repräsentiren sie die farblosen Entwickelungszustände der Chloro- und eventuell auch der Chromoplasten. In Reservestoffbehältern bilden sie aus gelösten Kohlehydraten Stärkekörner und sind mit Rücksicht auf diese Function von Schimper als »Stärkebildner« bezeichnet worden. In Epidermen und Haaren sind sie oft rückgebildete Chloroplasten oder von Anfang an functionslose Plasmagebilde; bei manchen Pflanzen (Orchideen, Commelynaceen) weist ihre bedeutende Grösse und Zahl darauf hin, dass sie hier eine noch unbekannte physiologische Rolle spielen.

Die aufgezählten drei Arten von Chromatophoren sind homologe, phylogenetisch und auch ontogenetisch untereinander verwandte Organe des Protoplasten. Sie sind nicht nur im Laufe der Phylogenie auseinander hervorgegangen, sondern wandeln sich auch im Laufe der Ontogenie in einander um. Die Leucoplasten in den embryonalen Geweben einer phanerogamen Pflanze werden später gewöhnlich zu Chloroplasten und können ihre Entwickelung als Chromoplasten beschliessen. Doch auch in ausgebildeten »Dauergeweben« können sich Leucoplasten in Chloroplasten verwandeln, so beispielsweise in den äusseren Gewebepartien der Kartoffelknolle. Die Chloroplasten können sich wieder in Leucoplasten zurückverwandeln, z. B. in Epidermen und Haargebilden. — Als die phylogenetisch ältesten Chromatophoren werden von Schimper wohl mit Recht

die Chloroplasten und überhaupt die assimilirenden Chromatophoren betrachtet; die Ausbildung von Leucoplasten und Chromoplasten hat sich erst später, im Gefolge der weiter fortschreitenden Arbeitstheilung und Gewebedifferenzirung eingestellt.

Bis auf die Untersuchungen von Schmitz, Schimper und Arthur Meyer wurde allgemein angenommen, dass die Chromatophoren, speciell die damals allein genauer bekannten Chlorophyllkörper auf doppelte Weise entstehen können: 1) Durch Differenzirung im Zellplasma und 2) durch Theilung schon vorhandener Chlorophyllkörper. In Bezug auf die erstgenannte Entstehungsweise stellte man sich vor, dass die im Plasma vertheilte Substanz des Chlorophyllapparates der Zelle sich um bestimmte Bildungscentra herum ansammle und schliesslich scharf umschriebene Körper, beziehungsweise Körner bilde. Aus Beobachtungen, welche bereits von Mohl angestellt und vor einer Reihe von Jahren von mir und Mikosch bestätigt und mehrfach erweitert wurden, schien ferner hervorzugehen, dass in stärkehaltigen Organen die Entstehung der Chlorophyllkörner auch durch Umhüllung primär vorhandener Stärkekörnchen mit ergrünendem Plasma vor sich gehen könne. Alle diese Angaben sind nun in neuerer Zeit von den oben genannten Autoren mit Recht bestritten worden. Dieselben nehmen auf Grund ihrer Untersuchungen an, dass die Chromatophoren niemals durch Neubildung im Zellplasma, sondern stets nur durch Theilung schon vorhandener Chromatophoren entstehen. Zuerst hat dies Schmitz für die Chlorophyllkörper der Algen behauptet; später dehnten dann Schimper und Arthur Meyer jenen Satz auf sämmtliche chromatophorenführende Pflanzen aus. Von Schimper wurde an verschiedenen Beispielen gezeigt, dass bisweilen schon die Vegetationspunkte lebhaft grüne Chloroplasten aufweisen (Wurzeln von Azolla, Lemna, Luftwurzeln epiphytischer Orchideen, Scheitelzellen von Moosen) und dass die chlorophyllfreien Vegetationspunkte in ihren embryonalen Zellen wenigstens Leucoplasten enthalten, die später ergrünend zu Chlorophyllkörnern werden. Besonders deutlich lassen sich diese Leucoplasten im Vegetationspunkte von Impatiens parviflora, Tropaeolum majus und Dahlia variabilis wahrnehmen. Ganz kleine kugelige Leucoplasten sind von mir in der Vegetationsspitze von Selaginella Kraussiana und Martensii beobachtet worden, die aber schon in einer Entfernung von 0,15—0,2 mm vom Scheitel in kleine blassgefärbte Chloroplasten umgewandelt erscheinen (Fig. 5, *B*). Jede Meristemzelle enthält blos einen Chloroplasten; bei jeder Zelltheilung erfolgt also in dieser Region eine einmalige Theilung des Chromatophors; bald aber treten seine Theilungen häufiger auf. Eine auffallende Verspätung erleidet die Vermehrung der Chromatophoren durch Theilung in den Laubblättern verschiedener Tropen-Bäume. Bei Humboldtia laurifolia und Maniltoa gemmipara sind die jungen schlaff herabhängenden Laubblätter schon weit entwickelt, die Gewebe der Blattspreiten sind bereits differenzirt und haben das embryonale Stadium längst hinter sich und doch sind in den später so chlorophyllreichen Palissadenzellen blos 1—3 winzig kleine, blassgrüne Chloroplasten zu finden (Fig. 5, *C*). Dem entspricht die milchweisse oder blassrosenrothe Färbung der jungen Blätter.

Das Vorhandensein von Chromatophoren lässt sich aber nicht blos bis in das embryonale Gewebe der Vegetationspunkte zurückverfolgen, schon in den Fortpflanzungszellen sind sie deutlich nachweisbar. Zuerst hat dies Schmitz



für die ungeschlechtlichen Dauer- und Schwärmsporen, sowie für die weiblichen Sexualzellen der Algen festgestellt. Auch in den Sporen der Moose und Pteridophyten sind Chromatophoren enthalten; die Equisetumspore z. B. enthält sogar zahlreiche, lebhaft grüne Chloroplasten. In den Eizellen einiger Moose (Anthoceros laevis, Atrichum undulatum) hat Schimper blassgefärbte Chloroplasten

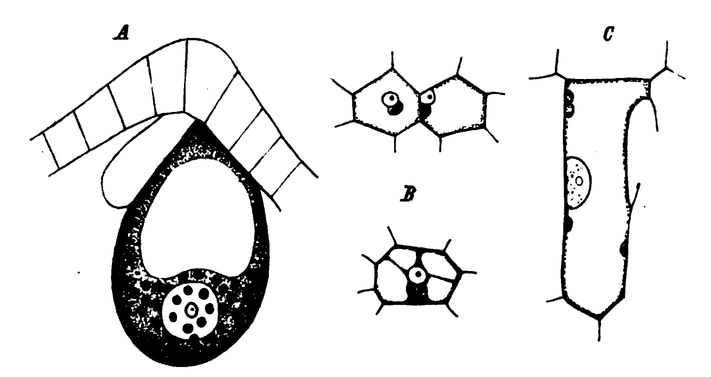


Fig. 5. *A* Eizelle von Hyacinthus non scriptus mit stärkehaltigen Leucoplasten, nach Schimper. *B* Meristemzellen aus der Vegetationsspitze des Stengels von Selaginella Kraussiana mit je einem dem Zellkerne angelagerten Chloroplasten. *C* Palissadenzelle aus einem noch weissen jungen Fiederblatte von Humboldtia laurifolia mit einigen blassgrünen Chloroplasten.

beobachtet und bei verschiedenen Phanerogamen (Daphne Blagayana, Hyacinthus non scriptus, Torenia asiatica) gelang es ihm, in den Eizellen mehr oder minder zahlreiche Leucoplasten nachzuweisen (Fig. 5, *A*). Weder bei der Samenreife, noch bei der Keimung werden diese Leucoplasten aufgelöst, um später neu sich bildenden Chromatophoren Platz zu machen. Sie lassen sich zwar in diesen Entwickelungsstadien wegen der zahlreichen sonstigen Einschlüsse des Plasmakörpers (Stärke- und Proteinkörner, Oeltropfen) nicht immer leicht nachweisen, doch unterliegt ihr Vorhandensein nach den vorliegenden Untersuchungen keinem Zweifel. Jedenfalls liegt kein zwingender Grund für die Annahme vor, dass sich bei der Keimung im Embryo aus dem Zellplasma neue Chromatophoren differenziren.

Es kann sonach als ein feststehender Satz gelten, dass die Chromatophoren, sowie die Zellkerne, blos aus ihresgleichen durch Theilung hervorgehen.

Was nun den Theilungsvorgang selbst betrifft, so ist derselbe hauptsächlich an Chloroplasten genauer verfolgt worden. Gewöhnlich beruht die Theilung auf Einschnürung, wie bei der directen Kerntheilung, wobei sich die Structur des Chlorophyllkörpers, soweit dieselbe zu beobachten ist, nicht ändert. Dieser Theilungsvorgang wurde zuerst von Nägeli an den Chlorophyllkörnern verschiedener Algen (Bryopsis, Valonia, Nitella) und Farnprothallien beobachtet. Ein etwas abweichender, complicirterer Theilungsmodus wurde von Mikosch bei den in der Luftwurzelrinde von Chlorophytum comosum vorkommenden Chlorophyllkörnern nachgewiesen (Fig. 6, *A*). Das anfangs gleichmässig gefärbte Korn wird an zwei gegenüber liegenden Polen stärker tingirt, und die dazwischen befindliche plasmatische Mittelzone verblasst allmählich. Dann nimmt das Korn eine biscuitförmige Gestalt an und die beiden sich abrundenden Theilkörner grenzen sich gegen die farblose Mittelzone scharf ab. Der Theilungsprocess

wird beendet, indem die Theilkörner noch weiter auseinander rücken und die farblose Plasmazone, immer undeutlicher werdend, schliesslich ganz verschwindet. In der Stengelrinde der Selaginellen lassen sich nach meinen Beobachtungen alle Uebergänge zwischen gewöhnlicher Einschnürung und dem frühzeitigen Auftreten einer farblosen Theilungszone auffinden. In ersterem Falle ist das sich theilende Chlorophyllkorn an der Einschnürungsstelle noch grün gefärbt; dieselbe wird erst später, wenn sie zu einem dünnen Strange ausgezogen ist, farblos. In letzterem Falle dagegen ist die farblose Querzone bereits wahrnehmbar, wenn die Einschnürungsfurche noch ganz seicht ist (Fig. 6, *B*). Interessant ist es, dass in der Stengelrinde der Selaginellen die Theilung der Chloroplasten nicht vollständig von statten geht, indem die dünnen farblosen Verbindungsstränge zwischen den Theilhälften dauernd erhalten bleiben (Fig. 6, *C* und *D*). So kommen kettenförmige Verbände von Chlorophyllkörnern zu Stande, welche in jeder Rindenzelle von einem einzigen Chloroplasten abstammen.

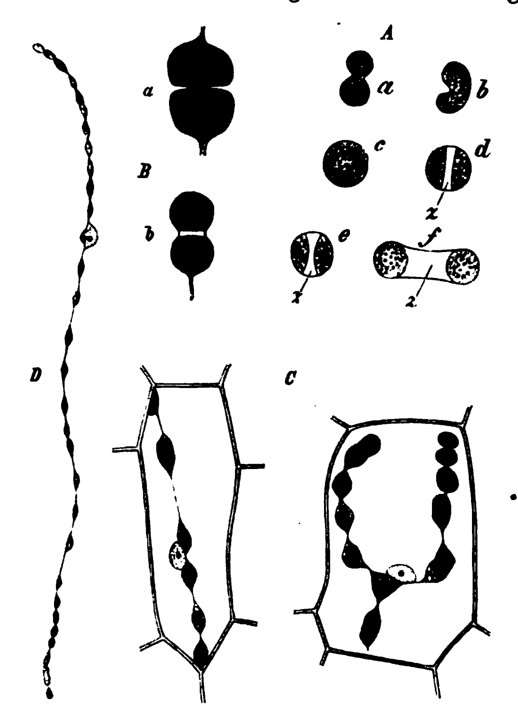


Fig. 6. *A* Theilung der Chlorophyllkörner in der Luftwurzelrinde von Chlorophytum comosum; *a* und *b* durch Einschnürung; *d*—*f* durch Bildung einer farblosen Mittelzone (nach Mikosch). *B* Theilung der Chlorophyllkörner im Rindenparenchym von Selaginella Kraussiana. *C* Chlorophyllketten der innersten Rindenschicht des Stengels von Sel. Kraussiana. *D* Längere Chlorophyllkette aus den äusseren Partien der Stengelrinde von Sel. Kraussiana.

5. Die Vacuolen und der Zellsaftraum.

Wie schon oben erwähnt wurde, treten in der heranwachsenden Pflanzenzelle im Protoplasten kleinere und grössere Hohlräume auf, die mit wässeriger Flüssigkeit, dem Zellsafte, erfüllt sind. Dies sind die Vacuolen, welche bei weiterer Grössenzunahme der Zelle miteinander verschmelzen, so dass schliesslich zumeist nur eine einzige Hauptvacuole, der Zellsaftraum, gebildet wird [14]). Das Cytoplasma grenzt sich gegen die Vacuolen, beziehungsweise den Zellsaftraum durch die innere Plasmahaut oder Vacuolenwand ab, die von de Vries als ein autonomes Organ des Plasmakörpers betrachtet wird. Doch ist davon schon früher gesprochen worden.

Der Zellsaft ist im Allgemeinen eine wässerige, klare Flüssigkeit von saurer Reaction, in welcher verschiedene anorganische, besonders aber organische Stoffe gelöst sind. Von der Qualität dieser Substanzen hängt es ab, welche Bedeutung dem Zellsafte für das Leben des Protoplasten, wie der ganzen Pflanze zukommt.

Am verbreitetsten kommen im Zellsaft organische Säuren (Apfelsäure, Oxalsäure u. a.) und deren Salze vor, die im Verein mit anderen krystalloiden Stoffen auf Grund ihrer wasseranziehenden Kraft den mehr oder minder hohen osmotischen Druck bedingen, welchen der Zellsaft auf den Plasmabeleg, resp. die Zellwand ausübt. Aus diesem und dem Gegendruck der elastisch gespannten Zellhaut resultirt der Turgor der Zelle, der in verschiedener Hinsicht für das Leben der Pflanze bedeutungsvoll ist. So trägt die Straffheit turgescirender Zellen und Gewebe zur Festigung der Pflanze bei und kann dieselbe bei kleineren Pflanzen oder Organen, denen specifisch mechanische Zellen fehlen, für sich allein schon bedingen. Die Turgorkraft ermöglicht die Ueberwindung äusserer und innerer Widerstände beim Wachsthum des Pflanzenkörpers und seiner Organe, und Turgorschwankungen sind beim Zustandekommen der verschiedenen Reizbewegungen wesentlich mit betheiligt.

Sehr häufig werden im Zellsaft Reservestoffe aufgespeichert. In den »Wassergeweben« ist schon das Wasser des Zellsaftes ein solcher Reservestoff, der in den Zeiten der Trockenheit den anderen lebenden Pflanzengeweben, vor allem dem Chlorophyllparenchym, zu Gute kommt. Als plastische Baustoffe, welche beim Wachsthum Verwendung finden, treten im Zellsaft besonders Kohlehydrate, Zuckerarten und Inulin, dann Eiweisssubstanzen und Asparagin auf. So sind z. B. die sogenannten Aleuronkörner in den Speichergeweben der Samen nichts anderes als eiweissreiche, eingetrocknete Vacuolen. Auch anorganische Nährsalze, Nitrate, Sulphate und Phosphate, können im Zellsaft mehr oder minder reichlich gespeichert werden.

Andererseits enthält der Zellsaft nicht selten auch Endproducte des Stoffwechsels, Excrete, wie z. B. die Alkaloide, und häufig genug auch Verbindungen, deren Bedeutung im Stoffwechsel der Pflanze noch nicht genügend aufgeklärt ist, wie die Gerbstoffe und Glycoside; — Substanzen, die aber ebenso wie gewisse Excrete in biologischer Hinsicht von Nutzen sein können, indem sie Schutzmittel gegen Thierfrass vorstellen.

Auch in anderer Hinsicht können im Zellsaft gelöste Stoffe einen biologischen Vortheil gewähren. In Blüthen und Früchten dient ein im Zellsaft gelöster Farbstoff, das Anthocyan, bei saurer Reaction von rother, bei alkalischer von blauer Farbe, als Anlockungsmittel für die die Bestäubung, beziehungsweise die Samenverbreitung bewirkenden Thiere; in Früchten kommt noch der Zuckergehalt des Zellsaftes hinzu. Sehr häufig tritt das Anthocyan auch in den Zellsäften vegetativer Organe, besonders der Laubblätter auf, wobei es in manchen Fällen wahrscheinlich als Schutzmittel gegen zu intensive Beleuchtung fungirt.

Zuweilen kommt es vor, dass in ein und demselben Protoplasten eine qualitative Differenzirung der Vacuolen eintritt, indem dieselben einen verschiedenen Inhalt aufweisen oder in anderer Hinsicht besondere Eigenschaften besitzen. Neben Vacuolen mit gefärbtem kommen solche mit farblosem Inhalt vor oder es treten gerbstoffhaltige und gerbstofflose Vacuolen nebeneinander auf. An dieser Stelle sind auch die von Crato als Physoden bezeichneten Saftbläschen zu nennen, welche bei manchen Algen eine nicht unbedeutende Grösse erreichen und ihre Gestalt activ zu ändern vermögen. Vielleicht sind hier auch die von Wakker aufgefundenen Elaioplasten anzureihen, welche namentlich in der Epidermis verschiedener Orchideen und Liliaceen vorkommen und in der Regel

aus einem plasmatischen Stroma mit darin eingelagerten zahlreichen Oeltröpfchen bestehen. Eine besondere Stellung nehmen schliesslich die bei verschiedenen Protococcoideen, in den Schwärmsporen zahlreicher Algen und mancher Pilze und der Myxomyceten auftretenden pulsirenden Vacuolen ein, welche rhythmisch verschwinden und wieder erscheinen. Wenn auch die Mechanik ihrer Pulsationen noch unaufgeklärt ist, so ist es doch andererseits sicher, dass sie ganz speciellen Aufgaben dienen, die mit den Stoffwechselprocessen, in manchen Fällen wohl auch mit dem activen Locomotionsvermögen der Protoplasten zusammenhängen.

6. Die Zellhaut.

In der Ontogenie der Pflanzen treten membranlose Protoplasten, nackte »Primordialzellen«, blos am Beginn der Entwickelung auf: die Schwärmsporen der Algen und Pilze, die Ascosporen der Ascomyceten, die Sexualzellen aller Gewächse besitzen zunächst noch keine Zellmembranen. Auch die sogenannten Synergiden und Antipoden im Embryosack der Angiospermen, die durch »freie Zellbildung« entstandenen Primordialzellen im befruchteten Ei von einigen Gymnospermen sind zeitlebens oder wenigstens anfänglich noch membranlos. Wenn man von derartigen Fällen absieht, so kann man ganz im Allgemeinen sagen, dass von dem Momente an, als sich die befruchtete Eizelle einer höher entwickelten Pflanze mit einer festen Zellmembran umgiebt, sämmtliche Zellgenerationen, welche aus ihr hervorgehen, von Anfang an mit Zellhäuten versehen sind.

In den embryonalen Geweben der Vegetationspunkte sind die Zellhäute noch dünn und zart. Fast immer tritt beim Uebergang der embryonalen in Dauergewebe eine mehr oder minder starke Verdickung der Zellwände ein, welche gewöhnlich den Zweck hat, ihre Festigkeit zu erhöhen. Verhältnissmässig selten kommt ihr eine andere Bedeutung zu; Wasserspeicherung wird z. B. erzielt, wenn die Verdickung zugleich mit Verschleimung einhergeht, und Aufspeicherung von »Reserve-Cellulose« zu Ernährungszwecken ist der Sinn der Zellwandverdickungen in verschiedenen Speichergeweben, z. B. im Endosperm der Dattel. — Wohl niemals erfolgt die Verdickung der Zellhaut ringsum in gleichmässiger Weise. An einzelnen mehr oder minder scharf umschriebenen Stellen bleibt die Wand unverdickt, indess die Verdickung dazwischen in centrifugaler oder centripetaler Richtung vor sich geht.

Die nach aussen gerichteten, centrifugalen Wandverdickungen treten natürlich blos an Zellen auf, welche allseits oder wenigstens zum Theile eine freie Oberfläche besitzen. Ersteres ist bei den Sporen und Pollenkörnern der Fall, welche auf ihrer Oberfläche mit oft complicirt gebauten Warzen, Stacheln und Leistennetzen versehen sind. Ihre Bedeutung ist eine mechanische, indem sie eine rauhe Oberfläche herstellen und so das Festhaften auf dem Substrate, bei den Pollenkörnern auf der Narbe, begünstigen. Centrifugale Wandverdickungen treten ferner an den Aussenflächen der Epidermen und der meisten Haare auf, wo sie die Gestalt von zarten Leisten, kleinen Knötchen, seltener von stärkeren vorspringenden Höckern zeigen. In manchen Fällen dürfte ihnen gleichfalls eine mechanische Bedeutung zukommen, häufiger aber stellen sie wohl functionslose Bildungen vor.

Die nach innen gerichteten centripetalen Wandverdickungen sind in Bezug auf ihre Ausdehnung und Gestalt von grosser Mannigfaltigkeit. Die Thatsache, dass dabei fast ausnahmslos verschieden grosse Zellwandpartien von der Verdickung ausgeschlossen bleiben, ist auf verschiedene Momente zurückzuführen. Zur Erreichung der nöthigen Festigkeit und Aussteifung genügt häufig schon eine partielle Wandverdickung, wie z. B. im Velamen der Orchideenluftwurzeln, bei Wasserleitungsröhren mit netzförmig verdickten Wänden etc. Hier bleiben ausgedehnte Wandpartien zunächst der Materialersparung halber unverdickt. In anderen Fällen soll den betreffenden Zellen und Zellfusionen trotz starker Membranverdickung die Fähigkeit gewahrt bleiben, ihre Gestalt zu verändern, ihr Volum zu vergrössern und zu verringern, und eventuell noch in die Länge zu wachsen; dies wird dadurch ermöglicht, dass bestimmte Wandungstheile dünn, geschmeidig und dehnsam bleiben. So verhindern die ringförmigen Verdickungsleisten der Wassergewebszellen von Aeschenanthus-Arten nicht im Geringsten das Zusammensinken der Zellen bei Wasserverlust. Ferner sind hier die Ring- und Spiralgefässe zu nennen, welche bereits als Wasserleitungsröhren fungiren, wenn die betreffenden Stengeltheile noch stark in die Länge wachsen. Ein hierher gehöriges Beispiel sind auch die einzelligen Wasserdrüsen von Gonocaryum mit ihren stark verdickten Membrantrichtern und den dünnwandigen Blasen darunter, welche bei Turgorschwankungen der Drüse ihr Volum zu ändern gestatten. — Am häufigsten aber haben die unverdickten Membranpartien den Zweck, im Stoffverkehr zwischen benachbarten Zellen als leicht permeable Durchtrittsstellen für die gelösten wandernden Stoffe zu dienen. Obgleich auch verdickte Wände für die diosmotische Ausbreitung gelöster Substanzen kein dauerndes Hinderniss bilden, so verlangsamen sie doch den Durchtritt nach Maassgabe ihrer Dicke, so dass das Vorhandensein dünnbleibender Wandpartien für die Stoffwanderung von Vortheil ist. Gewöhnlich sind es kleine, doch scharf umschriebene Stellen der Wand von rundlichem Umriss, die Tüpfel, welche als solche Verkehrswege von Zelle zu Zelle dienen. Ihrer Function entsprechend correspondiren sie an den Wänden benachbarter Zellen stets miteinander, so dass die beiderseitigen Tüpfelcanäle blos durch die dünne Membranpartie, die Schliesshaut, von einander getrennt sind. Derselben liegt beiderseits die den Tüpfel auskleidende Hautschicht der Protoplasten an, welche an dieser Stelle wahrscheinlich eine besondere, den localisirten Stoffverkehr begünstigende Structur besitzt. Dass sie über den Tüpfeln ein abweichendes Verhalten zeigt, geht ja schon daraus hervor, dass sie an diesen Stellen kein Dickenwachsthum bewirkt. — Eine eigenartige Weiterentwickelung der eben besprochenen einfachen Tüpfel repräsentiren die für die Wände des Wasserleitungssystems charakteristischen Hoftüpfel, deren Bau und Function ihrer besonderen Aufgaben halber erst im Abschnitte über das Leitungssystem zu besprechen sind.

Die speciellen Verdickungsarten der Zellwand hängen überhaupt so sehr mit den bestimmten Leistungen der betreffenden Zellen und Gewebe zusammen, dass auf sie gelegentlich dieser allgemeinen Erörterungen nicht näher einzugehen ist. Doch muss schon an dieser Stelle betont werden, dass in der grossen Mannigfaltigkeit der Zellwandverdickungen sehr häufig auch blosse Constructionsvariationen zum Ausdruck gelangen.

Die innere Differenzirung der verdickten Zellwand[15]) steht in manchen Fällen mit ihrer Function in nachweisbarem Zusammenhang, so z. B. in den Aussenwänden der Epidermiszellen; gewöhnlich ist sie aber nichts weiter als das Ergebniss entwickelungsgeschichtlicher Vorgänge. Fast immer ist die verdickte Membran geschichtet, indem sich die einzelnen Schichten durch ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen voneinander abheben. Bei künstlicher Quellung zeigen sich die einzelnen Schichten oft noch aus dünnen Lamellen zusammengesetzt. Sehr häufig lässt sich beobachten, dass die verdickte Wand aus mehreren Schichtencomplexen, geschichteten Schalen besteht, welche in optischer und auch chemischer Hinsicht untereinander verschieden sind. Die sogenannten primären, secundären und tertiären Verdickungsschichten sind solche Schichtencomplexe. Gegenüber den meist mächtig entwickelten secundären Verdickungsschichten bilden die tertiären ein dünnes, meist stärker lichtbrechendes Häutchen, welches als Grenz- oder Innenhäutchen bezeichnet wird.

Nach der von Nägeli begründeten Auffassung beruht die Schichtung der verdickten Zellmembran auf Unterschieden im Wassergehalte der einzelnen Schichten, wodurch eben ihr verschiedenes Lichtbrechungsvermögen bedingt wird. Diese später vielfach bestrittene Auffassung ist in neuerer Zeit von Correns für die Schichtung verschiedener Bastzellen bestätigt worden; die Schichtung verschwindet nämlich beim Austrocknen fast oder vollständig. Andererseits giebt es geschichtete Zellmembranen, in welchen die Schichtung auch durch Austrocknung oder sonstige Wasserentziehung nicht im Geringsten an Deutlichkeit einbüsst (Markzellen von Podocarpus); hier müssen es also chemische Unterschiede sein, welche die Schichtung bedingen. Natürlich ist in anderen Fällen auch eine Combination der beiden genannten Ursachen, welche die Schichtung hervorrufen, möglich.

Zuweilen zeigen die Verdickungsschichten der Wand in der Flächenansicht eine zarte Streifung, wobei die einzelnen Streifen meist schräg zur Längsachse der Zelle verlaufen. Wenn zwei sich kreuzende Streifensysteme auftreten, so gehören dieselben stets verschiedenen Schichten an. Sieht man von der uneigentlichen Streifung der Nadelholztracheiden ab, welche auf zarter spiralfaseriger Verdickung beruht, also gar nicht hierher gehört, so kann die der Streifung zu Grunde liegende Differenzirung, gleich wie bei der Schichtung, auf Unterschieden im Wassergehalte der Streifen, auf stofflichen Unterschieden oder auf beiden Ursachen zugleich beruhen. Die erste Ursache ist von Correns für die Querstreifung der Epidermiswände von Hyacinthus und Ornithogalum nutans, sowie für die schräge Streifung von Bastzellwänden festgestellt worden. Ob auch die beiden anderen Möglichkeiten realisirt sind, bleibt dahingestellt.

Von verschiedener Seite ist der Versuch gemacht worden, ausser der Schichtung und Streifung noch eine feinere Structur der pflanzlichen Zellmembran nachzuweisen. So hat schon Nägeli angenommen, dass in Bastfasern und anderen prosenchymatischen Zellen die kleinsten Membranpartikelchen, die Micellen, reihenweise zu überaus feinen Fibrillen verwachsen sind. In neuerer Zeit ist es Wiesner gelungen, durch ein bestimmtes Verfahren einen Zerfall der Zellmembran in kleinste Partikelchen zu erzielen, welche er Dermatosomen nennt. Dieses »Zerstäubungs- oder Carbonisirungs-Verfahren« besteht im Wesentlichen darin, dass die betreffenden Fasern oder Gewebe in verdünnte

Salzsäure gelegt und nach 24 Stunden auf 50—60° C. erhitzt werden. Auch längere Einwirkung von Chlorwasser führt zu dem gleichen Ergebniss. Die meisten Zellmembranen zerfallen hierbei in eine überaus feine, staubige Masse. Obgleich es natürlich nicht ausgeschlossen erscheint, dass die derart erzielten »Dermatosomen« Kunstproducte vorstellen, so ist es doch ziemlich wahrscheinlich, dass sie in vielen Fällen bereits in der intacten Membran vorgebildet sind; es bleibt dabei aber durchaus unentschieden, ob die Dermatosomen, wie Wiesner will, aus kleinsten Plasmatheilchen, »Plasomen« hervorgehen, oder ob sie nachträgliche Differenzirungsproducte der Zellwand sind. Ebenso lässt sich nichts sicheres über die Bindesubstanzen aussagen, welche die Dermatosomen zusammenhalten und die beim Carbonisiren gelöst werden.

An der chemischen Zusammensetzung[16]) der pflanzlichen Zellmembran ist vor allem ein Kohlehydrat, die Cellulose betheiligt, welche in verdünnten Säuren und Alkalien unlöslich ist, durch concentrirte Schwefelsäure unter Umwandlung in Dextrose gelöst wird. Eine altbekannte Farbenreaction ist die Blaufärbung durch Jod nach erfolgter Behandlung mit Schwefelsäure, oder durch Chlorzinkjodlösung. Von der gewöhnlichen weicht die Pilzcellulose in mehrfacher Hinsicht ab. In dickwandigen Speichergeweben enthalten die Verdickungsschichten, welche bei der Keimung gelöst werden, auch noch andere Kohlehydrate, so z. B. das Amyloid, welches schon durch Jod allein blau gefärbt wird. Auch andere organische Substanzen sind in den Zellwänden sehr verbreitet, so besonders die sogenannten Pectinstoffe, die nach Behandlung mit verdünnten Säuren sich leicht in Alkalien lösen. In den Membranen der Pilze scheint Chitin oder ein demselben nahestehender Körper enthalten zu sein. In den verholzten Membranen treten verschiedene Stoffe auf, worunter das Coniferin und Vanillin nie zu fehlen scheinen, in verkorkten und cutinisirten Zellwänden sind fettartige Körper eingelagert. Verholzte Membranen werden durch schwefelsaures Anilin intensiv gelb gefärbt, mit Phloroglucin und Salzsäure nehmen sie eine kirschrothe bis violette Farbe an. Verkorkte Wände färben sich gelb mit Kalilauge, gelbbraun mit Chlorzinkjodlösung; in Schwefelsäure sind sie unlöslich. Eine chemische Umwandlung erfahren die Cellulose oder Pectinstoffe in den Schleimmembranen, die aber häufig bereits als solche angelegt werden. Jede Zellmembran enthält ferner Aschenbestandtheile, die um so reichlicher auftreten, je älter die Zellwände sind. Besonders häufig und reichlich sind Kieselsäure und Kalkverbindungen (Calciumcarbonat und -oxalat) in manchen Zellwänden eingelagert.

Die chemischen Metamorphosen, welche die Zellmembranen erfahren, sowie die Einlagerung von organischen und anorganischen Stoffen haben häufig eine functionelle Bedeutung. Verkorkte Wände sind für Wasser und Gase undurchlässig oder wenigstens schwer permeabel, weshalb sie besonders in Hautgeweben Verwendung finden. Doch giebt es auch Wände, die wir den Reactionen zufolge als cutinisirt bezeichnen, und welche sich trotzdem für Wasser als leicht permeabel erweisen. Hierher gehören die Aussenwände der epidermalen Wasserdrüsen. Ein Zusammenhang der Verholzung mit bestimmten Functionen der Zellwand lässt sich dagegen nicht nachweisen, mechanische Fasern von grosser Zugfestigkeit können verholzt und unverholzt sein und die von Sachs angenommene besondere Eignung verholzter Zellmembranen zur Wasserleitung

ist abgesehen von theoretischen Bedenken schon deshalb höchst unwahrscheinlich, weil sich das Wasser erwiesenermaassen nicht in den Wänden, sondern im Lumen der wasserleitenden Elemente aufwärts bewegt. — Die Verschleimung bestimmter Zellmembranen bedeutet in manchen Fällen, speciell in Laubblättern, Aufspeicherung von Wasser für trockene Zeitperioden; in anderen Fällen, bei Samen und Früchten, hat der Membranschleim die Aufgabe, die keimenden Samen im Erdreich zu befestigen. Im Endosperm verschiedener Leguminosen ist der Schleim ein Reservestoff. An untergetauchten Wasserpflanzen mag er auch als Schutzmittel gegen Thierfrass in Betracht kommen. Die Verkieselung und Verkalkung der Zellmembranen hat häufig eine mechanische Bedeutung. Sie erhöht die Festigkeit und allerdings auch die Sprödigkeit der Epidermiswände, sowie der Haare verschiedener Pflanzen und stellt so namentlich gegen thierische Feinde ein wirksames Schutzmittel vor. Bei den Brennhaaren wird durch Verkieselung und Verkalkung die zum Abbrechen der Haarspitze nöthige Sprödigkeit erzielt.

Die Entstehung und das Wachsthum der Zellmembran ist in so weitgehendem Maasse vom Protoplasma abhängig, dass man dieselbe als ein Product des Protoplasten bezeichnen kann. Bei der Umhüllung einer nackten Primordialzelle, z. B. einer Schwärmspore, mit einer Zellwand scheint sich die Hautschicht des Protoplasten direct in jene umzuwandeln, sowie auch bei der Zelltheilung die neue Scheidewand aus der plasmatischen »Zellplatte« hervorgeht. Wie man sich diese scheinbar directe Umwandlung im Einzelnen vorzustellen hat, kann hier nicht näher erörtert werden[17]).

Das Dickenwachsthum der Membran kann a priori auf dreierlei Art vor sich gehen. Es kann erstens in ähnlicher Weise wie bei galvanoplastischen Processen durch successive Anlagerung neuer Membrantheilchen, resp. Cellulosemoleküle an die bereits vorhandenen Wandpartien erfolgen; das wäre dann Appositionswachsthum im engeren Sinne des Wortes. Es können zweitens die neuen wandbildenden Moleküle in das Innere der Membran eingelagert werden und sich hier unter dem Einfluss orientirender Kräfte, die in der Membran selbst ihren Sitz haben, in den molecularen resp. micellaren Bau der Wand einfügen. Dies ist das Intussusceptionswachsthum im Sinne Nägeli's. Drittens endlich kann die Dickenzunahme der Membran auch derart vor sich gehen, dass nicht successive Molekül für Molekül an- oder eingelagert wird, sondern dass wiederholt neue Membranlamellen entstehen, welche wie die Blätter eines Buches aufeinandergelagert werden. Auch dieser Vorgang wird als Appositionswachsthum im herkömmlichen weiteren Sinne des Wortes zu bezeichnen sein.

Am sichersten ist dieser letzterwähnte Modus des Dickenwachsthums der Membran festgestellt. Eine Reihe von Forschern, wie Schmitz, Strasburger, Klebs, Noll, Krabbe u. A. haben an verschiedenen Objecten die wiederholte Neubildung von Wandlamellen beobachtet. Besonders übersichtlich und gut verfolgbar vollzieht sich dieser Vorgang beim Dickenwachsthum der Bastzellwände. Auch in diesen Fällen scheint es die Hautschicht des Plasmakörpers zu sein, welche sich so wie bei der ersten Entstehung der Zellhaut, scheinbar direct in die neue Membranlamelle umwandelt. — Dass die derart entstandenen Membranlamellen für sich noch nachträglich durch Intussusception in die Dicke

wachsen, ist zwar möglich, doch nicht sicher erwiesen. Wohl aber setzen nachträgliche Differenzirungen in der Zellwand und centrifugale Wandverdickungen nothwendigerweise Intussusceptionswachsthum voraus, welches in manchen Fällen dadurch erleichtert werden mag, dass lebendes Cytoplasma in die Wand eindringt.

Das Flächenwachsthum der Membran beruht in manchen Fällen, speciell bei Algen, auf passiver Dehnung der älteren Wandlamellen, welchen dann neue von entsprechend grösserer Flächenausdehnung hinzugefügt werden. Strenge genommen kann man dabei nicht von Flächenwachsthum, sondern blos von Flächenzunahme sprechen. Wirkliches Flächenwachsthum ist nur durch Intussusception möglich, wobei verschiedene Thatsachen für die Annahme sprechen, dass dieses Wachsthum ein actives ist[18]).

C. Die Ursachen und Vortheile des zelligen Baues der Pflanzen.

Bei verschiedenen Thallophyten, Algen sowohl wie Pilzen, lässt sich ein cellulärer Aufbau des Pflanzenkörpers nicht beobachten. Die ganze Pflanze besitzt einen einheitlichen unzertheilten Plasmaleib, der von einer festen Membran umgeben ist. Zahlreiche Schizophyten, Protococcoideen, die Desmidiaceen, Diatomaceen, Siphoneen und Phycomyceten kennzeichnen sich durch solche unzertheilte Plasmakörper. Indem man diese Pflanzen mit den cellulär gebauten vergleicht, pflegt man sie als einzellig zu bezeichnen und den letzteren, welche vielzellig sind, gegenüberzustellen. So fügen sich dann sämmtliche Pflanzenformen ausnahmslos in das allgemeine Schema des zelligen Aufbaues ein. Strenge genommen ist aber die Bezeichnung »einzellig« nur dann zulässig, wenn die betreffende einzellige Pflanze einer einzelnen Zelle der nächstverwandten vielzelligen Pflanzen homolog ist, wenn also die letzteren phylogenetisch aus der Vereinigung mehrerer oder zahlreicher einzelliger Individuen hervorgegangen sind. Die Vereinigung kann dabei schon sehr frühzeitig erfolgen, indem bereits die ungeschlechtlichen Fortpflanzungszellen zusammentreten, oder es können sogar die durch Theilung entstehenden Fortpflanzungszellen statt sich zu trennen verbunden bleiben und so einen vielzelligen Organismus bilden. Auf erstere Art entstehen die vielzelligen Cönobien verschiedener Protococcoideen, z. B. von Pediastrum, Hydrodictyon, und da nun jene zu dieser Algenordnung gehörigen Arten, welche als sogenannte Eremobien einzeln leben, unzweifelhaft den einzelnen Zellen einer Pediastrumscheibe etc. homolog sind, so darf man sie auch mit vollem Recht als einzellige Organismen bezeichnen. In analoger Weise nimmt Nägeli an, dass die aus vielzelligen Fäden bestehenden Nostocaceen phylogenetisch aus einzelligen Chroococcaceen entstanden sind, indem sich die einzelnen durch Theilung entstandenen Individuen nicht von einander trennen, sondern dauernd verbunden bleiben und nun einen einzigen vielzelligen Organismus repräsentiren. Nägeli geht aber noch weiter, und erblickt in dem eben erwähnten Vorgange das »eigentlich gewebebildende Princip« im ganzen Pflanzenreiche[19]).

Die Vielzelligkeit ist aber phylogenetisch zweifellos auch auf andere Weise zu Stande gekommen. Wenn man eine hochdifferenzirte Siphonee, z. B. Caulerpa,

welche mit ihrem kriechenden Stengel und ihren wurzel- und laubblattähnlichen Organen den allgemeinen Habitus einer hochdifferenzirten, vielzelligen Pflanze nachahmt, die aber nichtsdestoweniger einen einheitlichen, unzertheilten Plasmakörper besitzt, als einzellig bezeichnen wollte, so wäre dies eine gezwungene Auffassung. Die Caulerpapflanze ist einer ganzen vielzelligen Pflanze zu vergleichen, ihr vielkerniger einheitlicher Plasmakörper entspricht der Summe der einzelnen, einkernigen Protoplasten eines vielzelligen Gewächses. Ist dies richtig, so dürfen wir, wie dies zuerst Sachs nachdrücklich betont hat[20]), die Caulerpa, sowie überhaupt die Siphoneen und Phycomyceten nicht als einzellig bezeichnen; wir müssen sie vielmehr als nicht cellulär gebaut ansehen und sie als solche den zellig gebauten Pflanzen gegenüberstellen.

Da nun relativ hochdifferenzirte, nicht celluläre Pflanzen seltene Ausnahmen sind, so muss der zellige Bau für die Entwickelung höher stehender Pflanzenformen von grösster Bedeutung gewesen sein; es müssen sich an ihn so wesentliche Vortheile geknüpft haben, dass auch unabhängig von jenem an die Fortpflanzung gebundenen Modus, zur Vielzelligkeit fortzuschreiten, welchen Nägeli betont hat, aus nicht cellulären Pflanzen durch wiederholte Wandbildung und Zertheilung des einheitlichen Plasmakörpers zellig gebaute Pflanzen entstanden sind. Diese Vortheile machen sich übrigens unter allen Umständen geltend, mag nun die Vielzelligkeit höher entwickelter und grösserer Pflanzenformen phylogenetisch durch das Zusammentreten oder Beisammenbleiben einzelliger Individuen, resp. Fortpflanzungszellen, erzielt worden sein, oder auf der inneren Differenzirung des nicht cellulären Pflanzenkörpers in eine Anzahl von Kammern und Protoplasten beruht haben.

Vor allem ist es das Princip der Festigung, welches eine zellige Structur des Pflanzenkörpers erheischt. Eine bestimmte Form und Gliederung desselben ist nur möglich, wenn sich die Pflanze aus einem relativ festen Material ein stützendes Gerüst bildet, welches zur Aufnahme und Bergung des an sich formlosen Lebensträgers, des Plasmas, bestimmt ist. Dass ohne ein solches Gerüst jede Gliederung und Architektonik eines grösseren Pflanzenkörpers unmöglich ist, zeigen uns am deutlichsten die tausend wechselnde Formen annehmenden, d. i. eben formlosen Plasmodien der Myxomyceten, die eben nichts anderes als den nackten, ungestützten Plasmakörper der Pflanze vorstellen. Schon bei einer mikroskopischen Kleinheit der Pflanzen, bei Schizophyten, Protococcoideen u. A. ist wenigstens ein das Plasma umhüllender Celluloseschlauch nothwendig, um bestimmte Formen zu ermöglichen und dauernd zu erhalten. Die nicht cellulären Siphoneen und Phycomyceten sind gewissermaassen als ein Versuch der Natur zu betrachten, in wieweit bei blossem Vorhandensein eines solchen festen Celluloseschlauches der Aufbau grösserer Pflanzenkörper mit einer bestimmten Differenzirung der äusseren Gliederung möglich ist. Allein schon bei manchen Siphoneen erwies sich diese einfachste Form eines festen Gerüstes als ungenügend. Bei der schon oben erwähnten Gattung Caulerpa sind deshalb in sämmtlichen Organen zahlreiche Cellulosefäden ausgespannt, welche zusammen eine ganz wirksame Versteifungseinrichtung vorstellen, indem sie besonders, wie Janse gezeigt hat[21]), die äussere Form der Pflanze gegenüber der deformirenden Wirkung ihres eigenen Turgors sichern. Einer Landpflanze wäre aber damit nur wenig gedient. Dieselbe bedarf der wirksameren Aussteifung

mittelst ganzer Cellulosewandungen, welche sich nach verschiedenen Richtungen schneiden und derart eine fächerige, d. i. zellige Structur der Pflanze bedingen. Wir brauchen übrigens nicht einmal die Landpflanzen mit ihrem gesteigerten Festigkeitsbedürfnisse besonders hervorzuheben. Als einfachstes Beispiel kann uns in dieser Hinsicht jeder beliebige Algenfaden dienen, dessen Querwände in gewissen Abständen als Aussteifungsplatten fungiren, durch welche die dünne zarte Celluloseröhre vor dem Einknicken bewahrt wird. Diese Querwände fächern die ganze Röhre, sie zertheilen das gesammte Plasma in eben so viele Portionen, als Fächer gebildet wurden, und damit ist die Röhre zu einem Zellfaden geworden.

Als zweite Hauptursache des zelligen Baues der Pflanzen, wie der Organismen überhaupt, ist das Princip der physiologischen Arbeitstheilung anzusehen. Während vom Standpunkte des mechanischen Principes das Hauptgewicht auf die Einschaltung fester Zellwandungen zu legen ist, wobei die hierdurch bewirkte Zertheilung des Gesammtplasmas blos eine nothwendige Folgeerscheinung darstellt, so handelt es sich dagegen bei der Durchführung des Principes der Arbeitstheilung in erster Linie gerade um diese Zertheilung des einheitlichen Plasmakörpers der Pflanze in einzelne kleine Portionen und die Zellwandbildung ist blos das Mittel zu diesem Zwecke. Durch die Individualisirung dieser zahlreichen Plasmaportionen werden eben so viele einzelne Arbeiter, es werden Elementarorgane gewonnen, welchen mit viel grösserer Leichtigkeit verschiedenartige Aufgaben zugewiesen werden können, als einem einzigen, unzertheilten, grossen Plasmakörper.

Schon bei den Siphoneen und Phycomyceten können wir die ersten Anfänge dieser mit der Arbeitstheilung zusammenhängenden Wand- und Zellbildung beobachten. Der Vegetationskörper von Vaucheria besteht aus einem verschiedenartig verzweigten, querwandlosen Schlauche. Wenn sich derselbe zur Fortpflanzung anschickt, mag dieselbe auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege erfolgen, wird nun in der Regel das den reproductiven Functionen dienende Plasma durch Querwände von dem für die vegetativen Functionen reservirten Plasma abgegrenzt. Bei Vaucheria sessilis, tuberosa, geminata u. A. schwellen einzelne Astenden an und ihr protoplasmatischer Inhalt, welcher sich später zur Schwärmspore umbildet, wird durch eine Querwand vollkommen separirt. In gleicher Weise erfahren auch die männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane, die Antheridien und Oogonien, eine vollständige Abgrenzung von den vegetativen Theilen der Pflanze. Auch bei den Phycomyceten werden beiderlei Fortpflanzungsweisen durch das Auftreten von meist unregelmässig gestellten Querwänden eingeleitet, welche den früher continuirlichen Mycelschlauch in eine Anzahl von Fächern theilen. Man kann das Auftreten dieser Querwände keineswegs aus dem mechanischen Princip erklären, denn weder bei den Phycomyceten noch bei den Siphoneen steigern sich vor Eintritt der Fortpflanzung die Festigkeitsbedürfnisse derjenigen Schlauchtheile, in welchen die Querwände auftreten. Man hat es hier vielmehr ganz zweifellos mit einer Consequenz der eingetretenen Arbeitstheilung zu thun. Es ist einleuchtend, dass die primärste Erscheinung der Arbeitstheilung in der Sonderung der vegetativen von den reproductiven Functionen besteht, und dass auch dem entsprechend eine Separirung der mit diesen beiden Functionen betrauten Organe,

beziehungsweise Plasmaportionen durchgeführt wird. Das Mittel hierzu ist, wie gesagt, das Auftreten von Querwänden.

Es bedarf keiner näheren Ausführung, dass auch in Bezug auf die rein vegetativen Functionen die Arbeitstheilung durch die zellige Structur des Pflanzenkörpers sehr erleichtert wird. Namentlich sind es die verschiedenen Systeme der Ernährung, deren Differenzirung ohne das Vorhandensein eines zelligen Aufbaues nur schwierig vorzustellen wäre.

II. Die Gewebe.

In allen vielzelligen Pflanzen bilden die Zellen bestimmte einheitliche Complexe, welche man als Gewebe zu bezeichnen pflegt. Die Einheit eines solchen Zellverbandes beruht nach der in diesem Buche vertretenen Auffassung ebensowohl auf einer gewissen Gleichartigkeit seiner Elemente, wie auf der damit im Zusammenhange stehenden Gemeinsamkeit der physiologischen Function des ganzen Zellverbandes. Sehr häufig treten in den verschiedenen Geweben einzelne fremde Formbestandtheile auf, welche in morphologischer und functioneller Hinsicht von den benachbarten Gewebselementen abweichen; so finden sich, um nur ein Beispiel anzuführen, in dem grünen zartwandigen Assimilationsgewebe vieler Pflanzen einzelne dickwandige, farblose Faserzellen vor, deren Aufgabe keine ernährungsphysiologische, sondern eine mechanische ist. Solche fremde Formbestandtheile werden nach Sachs als Idioblasten bezeichnet. Insofern gewöhnlich sämmtliche Idioblasten eines Gewebes von gleicher Ausbildung sind und dieselbe Aufgabe zu erfüllen haben, kann ihre Gesammtheit gleichfalls als ein Gewebe im übertragenen Sinne bezeichnet werden.

A. Die Entstehung der Gewebe.

Bei allen höher entwickelten Pflanzen, den Moosen, Pteridophyten und Phanerogamen, beruht die Gewebebildung, von wenigen Ausnahmen abgesehen, auf wiederholter Zelltheilung. Aus einer oder mehreren Urmutterzellen (der Spore, der befruchteten Eizelle, der Scheitelzelle oder den Initialzellen der Vegetationspunkte) gehen durch wiederholte Zweitheilung nicht blos die zahlreichen Formelemente eines einzelnen Gewebes hervor, sondern alle Gewebearten und Gewebesysteme eines Organs, sowie der ganzen Pflanze. — Auch bei den Thallophyten kann die Gewebebildung ausschliesslich durch Zelltheilung zu Stande kommen. Sehr häufig sind dabei aber auch Verwachsungsvorgänge betheiligt, wobei entweder einzelne Zellen, oder durch Zelltheilung entstandene Zellfäden und Zellkörper mit einander verwachsen können.

Zunächst soll nun die typische Zelltheilung der einkernigen Zellen bei höher entwickelten Pflanzen besprochen werden. Es sind dabei hauptsächlich zwei Reihen von Vorgängen zu unterscheiden: die Theilung des Plasmaleibes der Zelle, welche mit der Bildung der Scheidewand zwischen den Schwesterzellen abschliesst und die Theilung des Kernes der Mutterzelle. Durch das Ineinandergreifen der Zell- und Kerntheilungsvorgänge complicirt sich der ganze



Process in eigenthümlicher, charakteristischer Weise. Dank den mühevollen Untersuchungen zahlreicher Forscher, vor Allen Flemming's und Strasburger's, sind wir über die Details dieser Vorgänge sehr genau unterrichtet.

Wenn sich eine Zelle zur Theilung anschickt, so zeigen sich im Zellkerne die ersten vorbereitenden Veränderungen. Die Fäden des Kerngerüstes werden dicker und kürzer, die Chromatinkörnchen grösser; sie ordnen sich in den Fäden zu deutlichen Querscheiben an. Nach dem Verschwinden der Anastomosen zerfällt das fädige Kerngerüst in eine bestimmte Anzahl von Stücken, die man als Kernsegmente oder Chromosomen bezeichnet. Dieselben sind meist U- oder J-förmig gebogen und ordnen sich in einer bestimmten Ebene, der Aequatorialebene, zur sogenannten Kernplatte an, wobei sie die Biegungsstellen beiderseits der Aequatorialebene zukehren.

Schon vorher, während die Kernfäden sich verkürzen und in Stücke zerfallen, rücken die beiden dem Kerne anliegenden Attractionssphären[22]) auseinander. Diese winzig kleinen Gebilde, welche innerhalb einer homogenen Sphäre ein kleines centrales Korn, das Centrosom, erkennen lassen, spielen augenscheinlich beim Kerntheilungsprocesse eine wichtige Rolle, indem sie zunächst an zwei entgegengesetzte Punkte des Kernes wandernd die beiden Pole der Theilungsfigur bestimmen. Nach dem Verschwinden der Kernwandung bilden sich anscheinend unter dem Einflusse der Attractionssphären dünne Plasmafäden, die Spindelfasern aus, welche in bogigem Verlaufe von den Attractionssphären bis zur Kernplatte, beziehungsweise von Pol zu Pol reichen.

Die einzelnen Chromosomen der Kernplatte erfahren nunmehr eine Längsspaltung, worauf die beiden Längshälften jedes Muttersegmentes in entgegengesetzter Richtung an den Spindelfasern entlang zu den Polen rücken und hier die ersten Anlagen der Tochterkerne bilden. Die freien Enden der Kernsegmente werden nun eingezogen und durch Verschmelzung, Krümmung und Anastomosenbildung wird dann wieder ein typisches Kerngerüst hergestellt. Auch eine Kernwand hat sich schon differenzirt und so ist die Bildung der beiden Tochterkerne vollendet. Schon vorher erfolgte die Theilung der beiden Attractionssphären, so dass den Tochterkernen wieder je zwei solche Organe anliegen. — Die Nucleolen spielen beim Theilungsvorgang keine bestimmte Rolle; sie werden meist vor der Entstehung der Kernplatte aufgelöst, oder wandern auch neueren Untersuchungen zu Folge in das umgebende Cytoplasma aus[23]). In den Tochterkernen ist zunächst meist eine grössere Anzahl kleiner Kernkörperchen zu beobachten, die dann später zu einigen grossen verschmelzen.

Der geschilderte Vorgang der Kerntheilung wird als Karyokinese bezeichnet. Die Complicirtheit desselben wird verständlich, wenn wir mit Roux u. A. annehmen, dass dabei eine möglichst gleichmässige Zertheilung der Kernsubstanz, speciell der Substanz des Kerngerüstes, in zwei den Tochterkernen anheimfallende Hälften erzielt werden soll. Die Wichtigkeit einer solchen gleichmässigen Vertheilung ist aber einleuchtend, sobald wir im Zellkern den Träger der Vererbungssubstanz, des Idioplasmas erblicken.

Nach der Ausbildung der beiden Tochterkerne bleiben die Spindelfasern als sog. Verbindungsfäden erhalten und überdies wird noch eine Anzahl neuer dazwischen eingeschaltet. Die ganze Theilungsfigur schwillt tonnenförmig an und reicht, falls die sich theilende Zelle plasmareich nnd eng genug ist, in der

künftigen Theilungsebene bis an die Seitenwände der Zelle heran. Nun schwellen die Verbindungsfäden in der genannten Ebene zu körnigen Verdickungen an, es wird die sog. Zellplatte gebildet. Ihre körnigen Elemente verschmelzen miteinander zu einer homogenen Plasmaplatte, aus welcher dann die neue Zellwand hervorgeht. So wird die Mutterzelle simultan in zwei Tochterzellen getheilt. Wenn die Zelle mit einem grösseren Saftraume versehen, d. h. so weit ist, dass sich die tonnenförmige Theilungsfigur nicht ringsum an die Seitenwände anzulegen vermag, so wird die neue Scheidewand succedan gebildet, indem die Theilungsfigur mit den Verbindungsfäden allmählich die ganze Zelle durchquert.

Sobald mit der Entstehung der neuen Zellwand die Theilung der Mutterzelle vollzogen ist, werden die Verbindungsfäden undeutlich und gehen schliesslich ganz im Cytoplasma der beiden Tochterzellen auf.

Bei den Thallophyten lässt sich kein solch directes Ineinandergreifen der Kern- und Zelltheilungsvorgänge beobachten, wie bei den höheren Pflanzen; die neuen Scheidewände entstehen nicht innerhalb eines Complexes von Verbindungsfäden. Wenn die sich theilende Zelle einkernig ist, so theilt sich zunächst der Zellkern und dann wird die neue Zellwand entweder simultan in einer vorgebildeten Plasmaplatte gebildet, oder sie entsteht succedan durch Ausbildung einer ringförmigen Wandleiste, die von der Mutterzellwand aus immer tiefer in das Zelllumen vordringt und sich schliesslich nach Durchschneidung des Plasmakörpers zu einer geschlossenen Zellwand ergänzt. Eine gewisse Beziehung zur Kerntheilung und Kernlagerung ist hierbei allerdings nicht zu verkennen, indem die neue Scheidewand in gleicher Entfernung von den beiden Tochterkernen angelegt wird und häufig Plasmastränge und -fäden von den beiden Kernen aus nach dem wachsenden Rande der ringförmigen Wandleiste strahlen. Bei der Theilung vielkerniger Thallophyten-Zellen ist die Zelltheilung von der Kerntheilung nach den bisherigen Beobachtungen gänzlich unabhängig.

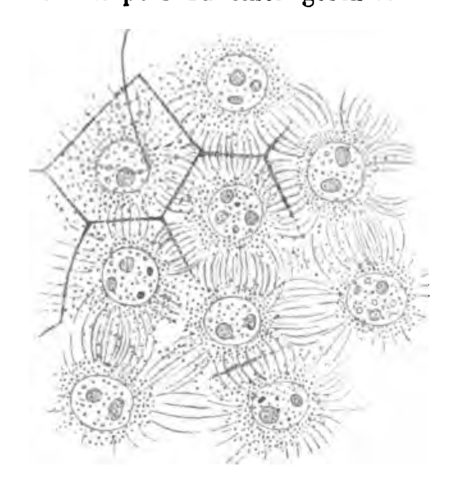


Fig. 7. Endospermbildung im Embryosack von Agrimonia Eupatorium; zwischen den Zellkernen beginnt die Bildung der Scheidewände. Nach Strasburger. (Aus Sachs, Vorlesungen.)

Ein von der typischen Zelltheilung abgeleiteter Vorgang ist die simultane Vielzellbildung bei der Entstehung des Endosperms im Embryosacke der Angiospermen, welche namentlich durch die Untersuchungen Strasburger's und Soltwedel's[24]) aufgeklärt worden ist. In rasch wachsenden weiten Embryosäcken treten im protoplasmatischen Wandbeleg zahlreiche, oft tausende von Zellkernen auf, welche sämmtlich durch successive Zweitheilung aus einem einzigen Zellkern, dem sog. secundären Embryosackkern, hervorgegangen sind. Bei diesen freien Kerntheilungen werden aber jedesmal transitorische Zellplatten gebildet, was eben die Annahme rechtfertigt, dass diese Kerntheilungen ursprünglich in typischer Weise mit Zell-

theilungen combinirt waren. Dafür spricht auch der Umstand, dass in kleinen, engen Embryosäcken die Endospermbildung durch typische Zelltheilung zu Stande kommt. Erst wenn der Embryosack mit seinen zahlreichen wandständigen Zellkernen zu wachsen aufhört, bilden sich zwischen den letzteren allseits Verbindungsfäden aus, in welchen nun wieder Zellplatten auftreten (Fig. 7). Diesmal wandeln sich aber dieselben in wirkliche Zellwände um, welche nun ein von der Wand des Embryosackes nach innen vorspringendes Zellwandnetz bilden. Die anfänglich noch offenen Endospermzellen werden schliesslich auch von dem flüssigen Inhalte des Embryosackes durch Cellulosewände abgeschlossen und vermehren sich fortan in gewöhnlicher Weise durch Theilung. So kommt das den Embryo einhüllende Endospermgewebe zu Stande.

Die neuen Scheidewände, welche bei den Zelltheilungen gebildet werden, sind zunächst dünne einfache Membranlamellen von homogener Beschaffenheit. In diesem Entwickelungsstadium zeigen sie demnach mehr den Charakter von trennenden Wandungen zwischen den einzelnen Plasmakörpern und erst später erweisen sie sich als Zellbestandtheile, welche den Elementarorganen als solchen angehören. An etwas älteren Scheidewänden lässt sich nämlich beobachten, dass dieselben aus mindestens drei Lamellen bestehen. In der Mitte befindet sich die sog. Mittellamelle, welcher beiderseits die den betreffenden Nachbarzellen angehörigen und von diesen gebildeten Zellhautschichten angelagert sind. Die Mittellamelle stellt also eine Trennungswand vor, welche zwischen den Zellhäuten der beiderseitigen Nachbarzellen auftritt. Als solche ist sie früher auch als Intercellularsubstanz bezeichnet worden. Die Mittellamelle ist in manchen Fällen nichts Anderes, als die chemisch veränderte, primäre Scheidewand. Gewöhnlich wird sie aber noch durch die primären Verdickungsschichten ergänzt. In chemischer Hinsicht zeigt sie stets ein von den secundären und tertiären Zellwandschichten abweichendes Verhalten. In weichen Geweben besteht sie nach Mangin aus einem mit Kalk verbundenen Pectinstoffe, welcher in reifen Früchten oft von selbst verquillt, so dass sich die Zellen von einander trennen. Zuweilen tritt die Verquellung der Mittellamellen beim Kochen in Wasser ein. In verholzten und verkorkten Geweben sind sie mehr oder minder verholzt, und durch ihre Unlöslichkeit in Schwefelsäure ausgezeichnet.

Der Gewebebildung durch wiederholte Zweitheilung der Zellen steht als anderes Extrem die Gewebebildung durch Verwachsung ursprünglich vereinzelter Zellen zu einem Ganzen gegenüber. Diese Entstehungsart eines Gewebes beschränkt sich aber auf eine verhältnissmässig geringe Anzahl von Fällen. Als ein bekanntes Beispiel sei hier die Entstehung der Zellscheiben von Pediastrum erwähnt. In einzelnen Zellen der Mutterscheibe theilt sich der Protoplast in eine Anzahl von Schwärmsporen, welche in einem von der innersten Wandschicht der Mutterzelle gebildeten dünnen Sacke durch eine Spalte der Zellhaut austreten. Die Schwärmsporen zeigen Anfangs eine lebhaft wimmelnde Bewegung, dann ordnen sie sich, zur Ruhe kommend, in eine Fläche an und verwachsen schliesslich, indem sie sich mit Zellmembranen umkleiden, zu einer kleinen Tochterscheibe. Dass man die Scheibe von Pediastrum als ein Cönobium, als eine Colonie einzelliger Individuen betrachtet, ändert nichts an der

Thatsache, dass sich dieselben in festem *Gewebeverbande* befinden. Die Pediastrum-Scheibe ist ein Individuum höherer Ordnung und stellt als solches ein Gewebe vor.

Die beiden geschilderten Entstehungsarten der Gewebe — durch wiederholte Zelltheilung und durch Verwachsung ursprünglich isolirter Zellen zu einem Ganzen — sind durch mancherlei Uebergänge mit einander verknüpft und sollen nun im Nachstehenden einige der wichtigsten dieser Mittelstufen kurz besprochen werden.

Wenn Zellfäden, welche durch Zelltheilung entstanden sind, sich parallel nebeneinander legen oder dicht verflechten und verfilzen, so wird ein Gewebe zu Stande kommen, welches sich um so auffälliger dem durch blosse Zelltheilung entstandenen Gewebe annähern wird, je inniger die Verbindung zwischen den dichtgedrängten Zellfäden sich gestaltet. Kommt eine vollständige Verwachsung derselben zu Stande, so lässt sich das derart gebildete Gewebe in vielen Fällen von dem durch blosse Zelltheilung entstandenen gar nicht mehr unterscheiden. Als ein hierher gehöriges Beispiel erwähne ich zunächst die Phäosporeengattung Cutleria, deren flach ausgebreiteter, mehrschichtiger Thallus am Rande in einzelne schmale Abschnitte aufgelöst ist. Betrachten wir eine einzelne Zellschicht des Thallus für sich, so bestehen die erwähnten Abschnitte aus isolirten Zellfäden mit intercalaren Vegetationspunkten und unterhalb dieser gelegenen Seitenästen. Weiter rückwärts erfolgt dann eine vollständige Verwachsung der einander berührenden Zellfäden, so dass im ausgebildeten Zustande des Thallusgewebes seine eigenthümliche Entwickelungsgeschichte nicht mehr erkennbar ist. — Auch bei verschiedenen anderen Algen geht die Gewebebildung nach dem gleichen oder einem ähnlichen Schema vor sich; so bei den Phäosporeengattungen Desmarestia, Stilophora u. s. w.; ferner bei den zu den Florideen gehörigen Ceramiaceen, wo die Berindung der Mutterachsen durch Verschmelzung der denselben dicht angeschmiegten Seitenäste zu Stande kommt. Auch die Berindung der Internodien von Chara wäre hier zu erwähnen.

Um aber wieder zur Gewebebildung durch Verschmelzung und Verwachsung blosser *Zellfäden* zurückzukommen, so ist hier namentlich noch auf die Gewebe der höheren *Pilze* hinzuweisen. Dieselben entstehen ausnahmslos aus dünnen, oft vielfach verzweigten Zellfäden, welche man *Hyphen* nennt, und die man gegenüber den einzelnen Zellen als histologische Formbestandtheile höheren Grades auffassen kann. Die Art und Weise, wie die Pilzhyphen zu Geweben zusammentreten, ist eine sehr verschiedene. Durch dichte Verfilzung kommen hautartige, durch parallele Nebeneinanderlagerung strangförmige Complexe zu Stande und in anderen Fällen ist wieder die Aehnlichkeit mit den sogenannten parenchymatischen Geweben der höheren Pflanzen sehr auffällig.

Man pflegt vielfach diejenigen Gewebe, welche ausschliesslich der typischen Zelltheilung ihre Entstehung verdanken, als »*echte Gewebe*« den durch Verschmelzung und Verwachsung von einzelnen Zellen, Zellfäden oder Zellkörpern entstandenen »*unechten Geweben*« gegenüberzustellen und im letzteren Falle von einer *scheinbaren* Gewebebildung, von Pseudoparenchym u. s. w. zu sprechen. Vom entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte aus ist diese Unterscheidung natürlich durchaus berechtigt. Für die anatomisch-physiologische Auf-

fassung verliert sie aus dem Grunde ihre Bedeutung, weil die Enstehungsweise eines Gewebes mit seinem Endzwecke nichts zu thun hat. Für das Leben der Pflanze kommt vor Allem das ausgebildete functionirende Gewebe in Betracht und nicht seine Entwickelungsgeschichte.

B. Die physiologischen Leistungen der Gewebe.

Unter der Hauptfunction eines Gewebes verstehen wir jene physiologische Leistung desselben, welche mit den wichtigsten und auffälligsten anatomischen Charakteren dieses Gewebes im Zusammenhange steht. Zu diesen anatomischen Charakteren gehört ebensowohl der histologische Bau seiner Elementarorgane, wie die topographische Lagerung des ganzen Gewebes in den verschiedenen Organen der Pflanze. Nur in seltenen Fällen wird darüber ein Zweifel bestehen können, welches diese anatomischen Hauptcharaktere seien. Eine zartwandige Parenchymzelle z. B., welche zahlreiche Chlorophyllkörner enthält, wird zweifellos durch diesen letzteren Umstand am besten charakterisirt; ihr Chlorophyllreichthum kennzeichnet sie als Assimilationszelle und die Vereinigung solcher Zellen als Assimilationsgewebe. Das blosse Studium der anatomischen Merkmale reicht aber selbstverständlich nicht hin, um die Hauptfunction des betreffenden Gewebes mit Sicherheit zu erkennen. Die Resultate der anatomischen Beobachtung müssen vielmehr noch durch experimentell-physiologische Versuche gestützt und sicher gestellt werden. So berechtigt uns z. B. die Dickwandigkeit der Bastzellen an und für sich noch nicht, dieselben für specifisch mechanische Elemente zu erklären; die grosse Festigkeit dieser Zellen musste vorerst auch experimentell bewiesen werden. Ebenso wäre die Aufstellung eines Assimilatiossystems unmöglich gewesen, wenn nicht schon längst auf Grund physiologischer Experimente die Chlorophyllkörper als die Organe der Kohlenstoff-Assimilation wären erkannt worden. Aehnliches gilt auch vom Hautsystem, von den Leitungsgeweben u. s. w. Die anatomisch-physiologische Forschung ist demnach ebenso sehr auf die anatomischen, wie auf die physiologischen Untersuchungsmethoden angewiesen.

Die Hauptfunction eines Gewebes oder Gewebesystems setzt sich häufig aus einzelnen Theilfunctionen zusammen. Die Hauptfunction der Epidermis z. B. besteht in dem Schutze, welchen dieses Gewebe der Pflanze gegen verschiedene nachtheilige Einflüsse der Aussenwelt gewährt. In dem Schutze gegen zu starke Transpiration, gegen mechanische Beschädigungen, gegen zu starke Insolation, gegen nächtliche Wärmestrahlung etc. bestehen dann die einzelnen Theilfunctionen, welche als solche auch im anatomischen Bau der Epidermis zum Ausdruck gelangen. Jede einzelne Epidermiszelle lässt zuweilen alle, stets aber wenigstens mehrere dieser Theilfunctionen histologisch erkennen[25]). In anderen Fällen können die einzelnen Theilfunctionen verschiedenen Gewebearten des ganzen Gewebesystems, welches die Hauptfunction zu erfüllen hat, übertragen sein. Die Hauptfunction des Leitungssystems z. B. besteht in der Stoffleitung im Allgemeinen. Die Theilfunctionen desselben, die Leitung des Wassers, der Kohlehydrate, der Eiweisssubstanzen, sind besonderen Gewebearten des Leitungssystems zugewiesen. Von der Mannigfaltigkeit der Theilfunctionen hängt die

Mannigfaltigkeit im histologischen Bau des betreffenden Gewebes oder Gewebesystems in erster Linie ab.

Wenn über die Hauptfunction eines Gewebes und ihre anatomischen Kriterien nur selten ein weitgehender Meinungszwiespalt sich ergeben wird, so gilt das Gleiche nicht auch für die Abgrenzung der Nebenfunctionen und ihrer anatomischen Charaktere. Was zunächst die blosse Existenz solcher Nebenfunctionen betrifft, so kann dieselbe nur selten in Abrede gestellt werden. Selbst bei den höchstentwickelten Pflanzen mit der weitgehendsten Differenzirung des inneren Baues wird Niemand behaupten, dass ausser der Hauptfunction dem betreffenden Gewebe keine andere Nebenaufgabe gestellt werden könnte. Denn einestheils ist, so wie im socialen Leben der Völker, eine extrem durchgeführte Arbeitstheilung auch im pflanzlichen Organismus mit mannigfachen Uebelständen verbunden, und anderentheils führt selbst die vollkommenste Anpassung eines Gewebes an eine bestimmte physiologische Function niemals so weit, dass dieses Gewebe zu jeder anderen Function vollständig untauglich würde. Man darf sich daher nicht verwundern, wenn eine bestimmte Gewebeart nach Maassgabe ihrer grösseren oder geringeren Eignung auch die eine oder andere, oder selbst mehrere Nebenfunctionen übernimmt; wenn z. B. die specifisch mechanischen Zellen auch assimilirende Chlorophyllkörner enthalten und zeitweise in ihrem Lumen Stärke speichern. Für den Haushalt der Pflanze kann dieses Verhältniss von nicht zu unterschätzender Bedeutung werden; für die morphologische Ausbildung ihrer Gewebe dagegen und für die Beziehungen dieser Ausbildung zu den Hauptfunctionen der Gewebe ist es so gut wie belanglos. Damit sind wir nun bei den anatomischen Kriterien der Nebenfunctionen angelangt. Dieselben lassen die anatomischen Hauptcharaktere häufig ganz unberührt: die specifisch mechanischen Elemente, die Bastzellen z. B. sind nicht weniger langgestreckt und spindelförmig, ihre Wandungen nicht weniger verdickt, wenn sich in ihnen vereinzelt auch assimilirende Chlorophyllkörner oder aufgespeicherte Stärkekörner vorfinden. In anderen Fällen wieder erfolgt durch die Nebenfunction allerdings eine modificirende Beeinflussung der anatomischen Hauptcharaktere, allein dieselbe überschreitet nicht bestimmte, enggezogene Grenzen. Ein Beispiel wird dies am besten verdeutlichen. Die specifischen Assimilationszellen sind von schlauchförmiger Gestalt und treten als sogenannte Palissadenzellen gewöhnlich unter der Epidermis der Blattoberseite auf; ihre Wandungen sind durchaus zart und dünn: der anatomische Ausdruck des regen Stoffverkehrs dieser Zellen mit den Nachbargeweben. Bei einigen Farnkräutern, z. B. bei Didymochlaena sinuosa, fehlt aber der Blattoberseite die Epidermis in anatomisch-physiologischem Sinne. Das bei anderen Pflanzen subepidermale Palissadengewebe ist hier oberflächlich gelegen und grenzt das Organ nach aussen zu ab. Abgesehen von seiner Hauptfunction als Assimilationsgewebe hat es hier demnach auch eine Nebenfunction als Hautgewebe zu leisten und demgemäss sind seine Aussenwandungen etwas verdickt und mit einer Cuticula versehen. Auf diese Weise wird also durch die erwähnte Nebenfunction ein anatomisches Hauptmerkmal der Palissadenzellen, die Zartwandigkeit, theilweise modificirt, ohne dass die Hauptfunction dadurch beeinträchtigt würde.

Für jedes einzelne Gewebe sind nach dem Vorausgegangenen die Principien seines histologischen Baues und seiner Anordnung durch die ihm zugetheilte

physiologische Function gegeben. Es ist begreiflich, dass bei der Schilderung dieser Principien der Bau und die Anordnung der Gewebe am zweckmässigsten eine gemeinschaftliche Besprechung erfahren, weil eben der histologische Bau und die topographische Lagerung in der Einheit der Function auch eine gemeinschaftliche Grundlage besitzen. Obgleich es nun Aufgabe der nachfolgenden Abschnitte ist, die Bau- und Anordnungsprincipien der einzelnen Gewebe und Gewebesysteme eingehend zu erörtern, so sollen doch schon an dieser Stelle die vier allgemeinsten dieser Principien, welche den Gesammtbau der Pflanze beherrschen, oder wenigstens für mehrere Gewebesysteme maassgebend sind, eine kurze Besprechung erfahren.

An erster Stelle ist hier das schon mehrmals erwähnte Princip der Arbeitstheilung zu erwähnen. Seine Durchführung ist das wichtigste Mittel, welches dem pflanzlichen und thierischen Organismus zu Gebote steht, um die nothwendige Vollkommenheit und Sicherheit seiner physiologischen Functionen zu erzielen. Indem jede wichtige physiologische Leistung einem eigens dazu bestimmten Organe oder Gewebe übertragen wird, kann sich die weitgehendste Uebereinstimmung zwischen dem morphologisshen Aufbau dieser einzelnen Apparate und den ihnen zugetheilten physiologischen Leistungen ausbilden. So giebt also die Arbeitstheilung den Anlass zur morphologischen Differenzirung, welche die Organe und Gewebe der Pflanzen in bald höherem, bald geringerem Maasse aufweisen. Je entschiedener und vielseitiger das Princip der Arbeitstheilung durchgeführt wird, auf einer desto höheren Stufe der Enwickelung und Organisation steht die betreffende Pflanze.

Von gleichfalls sehr allgemeiner Bedeutung ist das Princip der Festigung, welchem fast alle Organe und Gewebe der höher entwickelten Pflanzen unterworfen sind. Es ist einleuchtend, dass eine gewisse Festigkeit nicht nur für den Gesammtbau der Pflanze unerlässlich ist, sondern auch eine Voraussetzung für die ungestörte, zweckdienliche Function ihrer einzelnen Gewebe und Apparate bildet, ähnlich wie in einem Wohngebäude ausser den Grundmauern und dem Dachstuhle auch die einzelnen Einrichtungsgegenstände den mannigfachsten Festigkeitsansprüchen genügen müssen. Jede vollkommnere Pflanze weist daher neben ihrem mechanischen Gewebesysteme, das ihr Skelet vorstellt, noch zahlreiche andere Festigkeitseinrichtungen auf, welche oftmals nur von ganz localer Bedeutung sind. Namentlich sind es die Gewebe des Hautsystems, des Assimilations- und des Leitungssystems, welche die Herrschaft des mechanischen Principes in zahlreichen Details ihres histologischen Baues deutlich erkennen lassen.

Für den Haushalt der Pflanze von grosser Wichtigkeit ist das Princip der Materialersparung. Der Kampf ums Dasein zwingt die Pflanze, mit dem geringsten Materialaufwande wo möglich den grössten Effect zu erzielen, und so ist durch dieses ökonomische Princip, wie man es nennen kann, für den histologischen Bau und die Anordnung der Gewebe eine bestimmte Richtschnur gegeben. Namentlich wird durch eine zweckentsprechende Anordnung des jeweiligen Gewebes sehr häufig Baumaterial erspart. Dies gilt z. B. in sehr ausgesprochener Weise für das Skeletsystem der Pflanze, dessen Anordnung nach den Principien der Mechanik in erster Linie eine Concession an das Princip der Materialersparung ist.

Eine sehr häufige Anwendung findet endlich auch das Princip der Oberflächenvergrösserung. Es kann sich dabei um sehr verschiedene Zwecke handeln. Eine Flächenvergrösserung der Scheidewand, welche zwei Nachbarzellen von einander trennt, wird zweifellos den mechanischen Zusammenhalt dieser beiden Zellen erhöhen; so erklärt sich z. B. die so häufige »Verzahnung« der Epidermiszellen. In den ernährungsphysiologischen Geweben erleichtert hinwieder die Flächenvergrösserung der Scheidewände den diosmotischen Stoffverkehr zwischen den Zellen. Wo es sich um Stoffabsorption handelt, da ist natürlich gleichfalls eine grösstmögliche Oberfläche am Platze. Der Bau des Absorptionsgewebes der Wurzeln mit seinen Wurzelhaaren, der Saugorgane parasitischer Gewächse wird hauptsächlich von diesem Gesichtspunkte aus verständlich. Auch im Assimilationsgewebe kommt das Princip der Oberflächenvergrösserung zur Geltung; es bewirkt die Einschaltung von Zellwänden und Membranfalten zum Zwecke der Raumgewinnung für die wandständigen Chlorophyllkörner.

Selbstverständlich darf keines der hier mitgetheilten Bauprincipien, die man insgesammt auf das allgemeine Princip des grössten Nutzeffectes zurückführen kann, die Bedeutung eines Naturgesetzes beanspruchen. Es giebt mancherlei anatomische Vorkommnisse, welche mit Hinsicht auf die Herrschaft dieser Principien als Ausnahmsfälle zu betrachten sind. So kommt z. B. hin und wieder das Princip der Arbeitstheilung mit dem der Materialersparung in Conflict, ganz abgesehen von den sonstigen Nachtheilen, welche im Gefolge einer extrem durchgeführten Arbeitstheilung auftreten können. Es kommt sogar vor, dass Functionen, welche bereits verschiedenen Gewebearten zugetheilt waren, in einem späteren Stadium der ontogenetischen Entwickelung wieder zusammengelegt und einer einzigen Gewebeform übertragen werden. So finden wir z. B. im Stamm von Dracaena und anderen baumartigen Liliifloren vor Beginn des secundären Dickenwachsthums specifisch mechanische Fasern und typische Wasserleitungsröhren vor, während in den durch das secundäre Dickenwachsthum erzeugten Gefässbündeln ein und dieselbe Gewebeart sowohl die Function der Festigung wie jene der Wasserleitung versieht. — Ein anderesmal wird das Princip der Materialersparniss umgangen; man denke nur an das Vorwiegen der Wechselbefruchtung im Pflanzenreich mit der damit verbundenen Verschwendung von männlichen Geschlechtsstoffen. Auch das mechanische Princip erleidet bisweilen Einschränkungen. Jedem Besucher der Tropen fällt es auf, dass die kolossalen Blattspreiten der Musa paradisiaca vom Winde und Regen allmählich in lauter Querstreifen zerschlitzt werden, welche blos der mächtig starke Mittelnerv zusammenhält. Die anatomische Untersuchung der Blattränder dieser Pflanze erklärt diese auffallende Erscheinung durch den vollständigen Mangel jedes mechanischen Schutzmittels gegen das Einreissen, während doch bei den Laubblättern der meisten übrigen Pflanzen solche Schutzeinrichtungen in mannigfachster Ausbildung vorkommen. Derlei Ausnahmsfälle brauchen aber dem allgemeinen Princip des grössten Nutzeffectes durchaus nicht zu widersprechen. Sie sind im Gegentheile fast immer mit einem bestimmten Vortheile verbunden, welcher den aus der Ausnahmsstellung erwachsenden Nachtheil wiederum aufhebt. Die oben erwähnten zerrissenen Musablätter sind ein lehrreiches Beispiel dafür. Die einzelnen Querstreifen der Blattspreite, deren

Wundränder rasch vernarben, hängen nun schlaff herunter und sind in dieser Stellung sowohl dem weiteren Anprall der heftigen Regengüsse, sowie den versengenden Strahlen der hochstehenden Tropensonne entzogen[26]).

Wir gehen nunmehr auf die Wechselbeziehungen über, welche sich zwischen den verschiedenartigen Geweben eines Organes oder einer Pflanze auf Grund ihrer Function mit Nothwendigkeit ergeben. Diese Erscheinungen der Correlation der Gewebe sind natürlich von grosser Mannigfaltigkeit und bereiten einer befriedigenden Erklärung oftmals beträchtliche Schwierigkeiten.

Im Laufe der phylogenetischen Entwickelung sind jene Wechselbeziehungen der Gewebe, welche eine gegenseitige Förderung ihrer Functionen zur Folge hatten, allmählich fixirt worden; die Gewebe haben sich derart gegenseitig angepasst und zu harmonischem Zusammenwirken vereinigt[27]). So steht z. B. der Bau und die Anordnung des Assimilationssystems der Laubblätter in innigster Wechselbeziehung zum Verlauf der Gefässbündel, welche das Wasser und die darin gelösten Nährsalze zuführen, und die Assimilationsproducte ableiten. Die Wassergewebe zeigen verschiedene Lagerungsbeziehungen zum Assimilationssystem, welchem das in jenen aufgespeicherte Wasser in erster Linie zu gute kommt etc. Noch auffallender sind jene Beziehungen verschiedener Gewebe und localer Apparate zu einander, welche auf einer directen Beeinflussung des einen seitens des anderen beruhen. So beginnen z. B. bei verschiedenen Pflanzen die Hydathoden erst dann selbständig Wasser auszuscheiden, wenn der hydrostatische Druck in den mit Wasser überfüllten Wasserleitungsröhren eine bestimmte Höhe erreicht hat und die Gefahr einer Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser eintritt. Bei der insektenfressenden Dionaea muscipula tritt das Bewegungsgewebe der Mittelrippe des oberen Blattabschnittes erst dann in Action, die beiden Hälften des letzteren klappen erst dann zusammen, wenn eine von den sechs Fühlborsten auf der Oberseite des Blattes durch Stoss oder Berührung mechanisch gereizt worden ist. Diese directe Beeinflussung, an welche die Auslösung einer bestimmten Function zuweilen geknüpft ist, geschieht in Form eines Reizes, wobei der bestimmte Zustand des einen Gewebes oder Organes, welcher die Reizursache für ein anderes Gewebe oder Organ bildet, selbst wieder die Wirkung eines äusseren Reizes sein kann; ein Beispiel dafür liefert das eben erwähnte Dionaeablatt. In allen Fällen setzt eine solche directe Beeinflussung eine Reizübertragung voraus, welche selbst wieder auf verschiedene Weise erfolgen kann. Hier möge blos eines der wichtigsten Mittel zur Reizübertragung von Zelle zu Zelle gedacht werden, das darin besteht, dass im Pflanzenkörper die Mehrzahl der Protoplasten mit einander durch überaus zarte Plasmafäden zusammenhängen. Diese von Tangel entdeckten, von Russow, Gardiner,

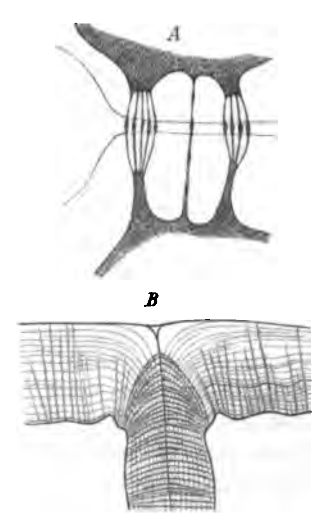


Fig. 8. *A* Plasmaverbindungen zwischen zwei Blattparenchymzellen von Viscum album, nach Kienitz-Gerloff. *B* Bogig verlaufende Plasmaverbindungen in einer Seitenwand der Kleberschicht von Zea Mais. Nach Behandlung mit Jod und verdünnter Schwefelsäure.

Kienitz-Gerloff u. A.[28]) genauer studirten Plasmaverbindungen durchsetzen die trennenden Zellwände entweder ihrer ganzen Dicke nach (Fig. 8, *B*) oder sie beschränken sich, wie dies gewöhnlich der Fall ist, auf die Tüpfelschliesshäute (Fig. 8, *A*). Da nun die Plasmaverbindungen nicht blos zwischen den Zellen ein und derselben Gewebeart auftreten, sondern auch zwischen verschiedenen Gewebesystemen einen Zusammenhang herstellen, so vereinigen sie die Gesammtheit oder wenigstens die grosse Mehrzahl der einzelnen Protoplasten des Pflanzenkörpers zu einer plasmatischen Einheit höherer Ordnung, zu einem »Symplasten«, und ermöglichen in weitgehendem Maasse eine wechselseitige Beeinflussung der einzelnen Zellen und Gewebe.

Nicht immer beruht aber die Correlation der Gewebe auf einer zweckmässigen Beeinflussung oder gegenseitigen Förderung ihrer physiologischen Functionen. Ganz abgesehen von pathologischen Erscheinungen sind hin und wieder auch in ganz normalem Zustande der Pflanze Collisionen zwischen den einzelnen Gewebearten unvermeidlich, wobei es sich hauptsächlich um einen Kampf um den Raum und um Baustoffe, resp. Wachsthumsmaterial handelt. Natürlich hängt es dann von den verschiedensten Umständen ab, welches Gewebe den anderen gegenüber die Oberhand behält. So kommt nicht selten in biegungsfesten Organen das mechanische Gewebe mit dem Assimilationssystem in Conflict, weil nämlich beiden Systemen von den sie beherrschenden Anordnungsprincipien eine möglichst periphere Lage angewiesen wird. In den Halmen verschiedener Gräser wird nun der Ausgang dieses Conflictes, wie Schwendener gezeigt hat, durch die Intensität der Beleuchtung entschieden. In den scheidenlosen Halmabschnitten, wo die stärkere Durchleuchtung den Assimilationsprocess fördert, behält das assimilirende Chlorophyllgewebe die Oberhand und drängt das mechanische Gewebe von der Peripherie zurück. In den von den Blattscheiden bedeckten Halmstücken dagegen ist das Assimilationsgewebe der schwächeren Durchleuchtung halber im Nachtheile und muss dem mechanischen Gewebe Platz machen.

Zum Schlusse möge hier noch die Abhängigkeit der pflanzlichen Gewebe, hinsichtlich ihrer Function und Ausbildung, von äusseren Einflüssen in Kürze erörtert werden.

In der erblich fixirten morphologischen Ausbildung und physiologischen Leistung eines Gewebes spricht sich stets die Anpassung an die allgemeinen Existenzbedingungen und an die besonderen Verhältnisse des Standortes und Klimas aus. Wenn nun die qualitative und quantitative Ausbildung der einzelnen Gewebearten und localen Apparate einer Pflanze ganz genau und unabänderlich fixirt wäre, wenn demzufolge auch die physiologischen Functionen hinsichtlich ihrer Intensität und ihres Umfanges in jedem einzelnen Individuum genau in der gleichen Weise verlaufen würden, so wären die einzelnen Individuen jeder Species oft in grösster Gefahr, zu Grunde zu gehen oder mindestens ein sehr kümmerliches Dasein zu fristen, da die äusseren Existenzbedingungen, die klimatischen und Standortsverhältnisse, auch innerhalb des Verbreitungsgebietes der betreffenden Species beträchtlichen Schwankungen unterworfen sind. Die erblich fixirten Anpassungen der Arten müssen demnach eine gewisse Anpassungsbreite aufweisen, sie dürfen nichts absolut Starres sein, sondern müssen, um einen von Nägeli gebrauchten Vergleich heranzuziehen, eine gewisse

Elasticität besitzen, die es dem einzelnen Individuum möglich macht, sich den äusseren Bedingungen, die es auf seinem besonderen Standorte vorfindet, direct anzupassen. Ohne solche selbstregulatorische Vorgänge wäre kein Organismus dauernd lebensfähig. Wenn alternde Species nach und nach aussterben, so scheint dies wie beim einzelnen Individuum in erster Linie darauf zu beruhen, dass die Elasticitätsgrenzen der einzelnen Anpassungen immer enger gezogen werden, dass die Fähigkeit zur Selbstregulation der Lebensprocesse immer mehr abnimmt.

In Bezug auf die verschiedenen Gewebearten der Pflanze spricht sich das Gesagte in der Thatsache aus, dass ihre qualitative und quantitative Ausbildung innerhalb gewisser Grenzen vielfach von den jeweiligen äusseren Einflüssen abhängig ist, welche auf sie einwirken. Bei vielen Pflanzen entscheidet z. B. die Intensität der Beleuchtung über den Grad der Ausbildung des specifischen Assimilationsparenchyms, des Palissadengewebes. Die grössere oder geringere Luftfeuchtigkeit beeinflusst in zweckmässiger Weise die Ausbildung der Epidermiszellwände und des Durchlüftungssystems. Eine grössere mechanische Inanspruchnahme steigert die Ausbildung der Skeletgewebe. Ein Einblick in die causale Verkettung zwischen solchen äusseren Einflüssen und der modificirten Ausgestaltung der betreffenden Gewebe ist bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse ganz unmöglich. Wir müssen uns begnügen, die Complicirtheit dieser Causalbeziehungen dadurch zu kennzeichnen, dass wir von äusseren Reizen sprechen, welche die Ausbildung der Gewebe häufig in einer für die Pflanze vortheilhaften Weise beeinflussen.

C. Die anatomisch-physiologische Eintheilung der Gewebe.

Wenn man von irgend einem »Gewebe« spricht, so meint man damit gewöhnlich eine ganz bestimmte Gewebeform oder Gewebeart und versteht unter dieser Bezeichnung im weitesten Sinne eine Verbindung von Zellen, welche ein oder mehrere bestimmte Merkmale gemeinsam haben. Diese Merkmale können morphologischer, topographischer, entwickelungsgeschichtlicher oder physiologischer Natur sein. Es hängt nun lediglich von der betreffenden Forschungsrichtung ab, welche Kategorie von Merkmalen zur Abgrenzung und Eintheilung der verschiedenen Gewebearten herangezogen wird.

Die physiologische Anatomie wird die pflanzlichen Gewebe consequenterweise blos nach anatomisch-physiologischen Merkmalen abgrenzen und gruppiren. Sie geht dabei von der Voraussetzung aus, dass die Differenzirung des Pflanzenkörpers in verschiedene Gewebearten vor Allem eine Folge des Princips der Arbeitstheilung ist, dass mithin die charakteristischen Merkmale der Gewebe mit ihren physiologischen Functionen im engsten Zusammenhange stehen müssen. Jede physiologische Function setzt einen bestimmten anatomischen Bau voraus, welcher sich mit ihr in Uebereinstimmung befindet. Demnach kann jedes morphologische Merkmal eines Gewebes, von dem die angeführte Uebereinstimmung nachgewiesen wird, als ein anatomisch-physiologisches Merkmal bezeichnet werden. Es ist nach alledem einleuchtend, dass die Eintheilung und Abgrenzung der verschiedenen Gewebearten nach anatomisch-

physiologischen Kennzeichen unter allen Eintheilungsweisen die natürlichste ist und auf breitester Grundlage ruht, weil sie den Pflanzenkörper nicht blos formell, als einen mehr oder minder complicirt gestalteten Aufbau aus einzelnen Formelementen betrachtet, sondern zugleich auch als einen lebenden Organismus, der sich aus Elementarorganen zusammensetzt und behufs seiner Selbsterhaltung eine Reihe von physiologischen Leistungen ausführt. — Damit ist übrigens nicht gesagt, dass neben der anatomisch-physiologischen nicht auch andere Eintheilungsweisen der pflanzlichen Gewebearten und Gewebesysteme berechtigt wären. Nur müssen sie von einem einheitlichen Gesichtspunkte aus consequent durchgeführt sein. Jene Eintheilungsweisen dagegen, welche rein didaktischer Zwecke halber blos eine möglichst leichte und bequeme Uebersicht über die verschiedenen Gewebearten bieten wollen, können, so verdienstvoll sie sonst sein mögen, eine wissenschaftliche Bedeutung nicht beanspruchen.

Die physiologische Pflanzenanatomie nimmt bei der Abgrenzung und Eintheilung der Gewebearten auf ihre entwickelungsgeschichtliche und phylogenetische Herkunft keine Rücksicht. Die Homologie der Gewebe ist für sie gleichgiltig, sie hat sich blos um die Analogien zu kümmern. Ein und dasselbe anatomisch-physiologische Gewebesystem kann ontogenetisch wie phylogenetisch sehr verschiedener Herkunft sein, wie z. B. das mechanische System, es bildet aber trotzdem von unserem Gesichtspunkte aus eine geschlossene Einheit, die in der Identität der Function begründet ist. Andererseits kann ontogenetisch und phylogenetisch Zusammengehöriges durch die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise sehr verschiedenen Gewebesystemen zugetheilt werden. Im entwickelungsgeschichtlichen Sinne gehören z. B. die epidermalen Bastbündel verschiedener Cyperaceen, die Spaltöffnungen, die epidermalen Wasserdrüsen, die Wurzelhaare etc. sämmtlich zur Epidermis, während sie in diesem Buche consequenterweise in ganz verschiedenen Abschnitten zu besprechen sind.

Bevor ich nun von den dargelegten Gesichtspunkten ausgehend eine übersichtliche Gruppirung der verschiedenen Gewebearten versuche, soll hier noch in Kürze mitgetheilt werden, dass ich hier und in den nachfolgenden Abschnitten unter einem »anatomisch-physiologischen Systeme« die Gesammtheit der einer bestimmten physiologischen Aufgabe dienenden Gewebe und localen Apparate des Pflanzenkörpers verstehe. Je nach der Complicirtheit dieser Aufgabe, nach der Anzahl der Theilfunctionen, betheiligt sich eine bald grössere bald geringere Anzahl von Gewebearten und localen Einrichtungen an dem Aufbau des ganzen Systems. In der Mehrzahl der Fälle sind die einzelnen anatomisch-physiologischen Systeme zugleich Gewebesysteme, d. h. an ihrer Zusammensetzung betheiligen sich in erster Linie verschiedene Gewebe. Dass aber ein anatomisch-physiologisches System nicht immer auch ein Gewebesystem sein muss, dies lehrt uns z. B. das Durchlüftungssystem, welches der Hauptsache nach aus lufterfüllten Intercellularräumen besteht. Auch das System der Secret- und Excretbehälter dürfte man höchstens im übertragenen Sinne als ein Gewebesystem gelten lassen.

Uebersicht der anatomisch-physiologischen Systeme[29]).

I. Das Hautsystem (Epidermis, Kork, Borke).

II. Das mechanische System (Bast, Libriform, Collenchym, Sklerenchym).

III. Das Absorptionssystem (Absorptionsgewebe der Bodenwurzeln mit den Wurzelhaaren, Rhizoiden, Velamen der Luftwurzeln, wasserabsorbirende Trichome an Laubblättern, Absorptionsgewebe der Haustorien an Keimpflanzen und Parasiten).

IV. Das Assimilationssystem (Chlorophyllparenchym, Palissaden- und Schwammgewebe).

V. Das Leitungssystem (Leitparenchym [Rinden-, Holz- und Markparenchym, Markstrahlen, Parenchymscheiden, Stärke- und Zuckerscheiden]; Gefässbündel [Hadrom, Leptom]; Milchröhren).

VI. Das Speichersystem (Wassergewebe, Speichergewebe der Samen, Knollen und Zwiebeln).

VII. Das Durchlüftungssystem (Luftführende Intercellularräume mit ihren Ausgangsöffnungen, den Pneumathoden [Spaltöffnungen, Lenticellen etc.]).

VIII. Die Secretionsorgane und Excretbehälter (Hydathoden; Verdauungsdrüsen, Schleim-, Harz- und Oeldrüsen; Schleim-, Oel-, Harz- und Gummigänge; Krystallschläuche etc.).

Der Schilderung der oben aufgezählten vegetativen Gewebesysteme hat eine Besprechung der Bildungsgewebe vorauszugehen, welche einerseits die embryonalen Stadien der Dauergewebe, andererseits aber auch ein Gewebesystem von bestimmter physiologischer Function vorstellen, indem sie das Zellmaterial für den Aufbau der Dauergewebe liefern.

Im Anschluss an die genannten vegetativen Systeme, welche bei allen oder doch fast allen höher entwickelten Pflanzen vorkommen und vielfach auch schon bei den Thallophyten differenzirt sind, sollen in einem besonderen Abschnitte diejenigen Gewebe und Apparate besprochen werden, welche ganz speciellen Aufgaben dienen und in keinem der oben angeführten Systeme ohne Zwang untergebracht werden können. Hierher gehören z. B. die activen und passiven Bewegungsgewebe, die reizpercipirenden und reizleitenden Organe und Gewebe, verschiedene mechanische Einrichtungen u. a.

Der anatomische und histologische Bau der Fortpflanzungsorgane wird aus Zweckmässigkeitsgründen gewöhnlich in den Lehr- und Handbüchern der speciellen Morphologie und Systematik abgehandelt. In dem vorliegenden Buche soll deshalb auf die Fortpflanzungsorgane in der Regel blos in sofern eingegangen werden, als sich an ihnen Beobachtungen über die in der vorstehenden Uebersicht aufgezählten vegetativen Systeme anstellen lassen.

Anmerkungen.

1) Strenge genommen sind die Elementarorgane nicht immer zugleich auch Formelemente im obigen Sinne, resp. Zellen. Das Elementarorgan des specifischen Assimilationsparenchyms, des Palissadengewebes, ist die einzelne Palissade; dieselbe kann nun eine einzelne Zelle sein (und dies ist der gewöhnliche Fall), sie kann aber auch blos aus einem Zellarme bestehen, so dass erst 2—4 Palissaden eine einzelne Zelle bilden (Armpalissadengewebe). In den Skeletsträngen ist die einzelne mechanische Faser das Elementarorgan. Diese Faser ist in morphologischer Hinsicht meist auch ein Formelement, eine Zelle. Die gefächerte Bastfaser aber besteht aus mehreren Zellen, und die Collenchymfaser setzt sich aus den verdickten Wandungstheilen mehrerer benachbarter, d. h. mit den Längskanten aneinander grenzender Zellen zusammen. Im Wasserleitungssystem ist die einzelne wasserleitende Röhre das Elementarorgan. Diese Röhre kann eine Zellfusion (Trachee) oder eine einzelne Zelle (Tracheide) sein. — Aus derlei Thatsachen geht hervor, dass die Pflanze bei der Herstellung ihrer Elementarorgane nicht immer an die Individualität ihrer Zellen gebunden ist; nicht immer müssen die Grenzen als Elementarorgane mit Zellgrenzen zusammenfallen. Doch wird man solcher Ausnahmsfälle halber die altherkömmliche und im Allgemeinen auch vollkommen berechtigte Auffassung der Zellen als Elementarorgane des Pflanzenkörpers nicht fallen lassen.

2) Der Umstand, dass sich heutzutage der wissenschaftliche Zellbegriff nicht mehr mit dem rein sprachlichen Begriff der »Zelle« deckt, macht sich bisweilen, besonders beim Unterricht, in unangenehmer Weise fühlbar. Rein sprachlich genommen ist es ja eine Contradictio in adjecto, wenn man z. B. eine membranlose Schwärmspore als Zelle bezeichnet. Von Sachs wurde deshalb in neuerer Zeit (Flora 1892) vorgeschlagen, den Ausdruck Zelle in der Botanik nur noch für die Zellwand oder auch für diese sammt dem Inhalt zu verwenden. Für die »organische Einheit, sowohl im morphologischen wie im physiologischen Sinne«, d. i. also für das Formelement und Elementarorgan, schlägt Sachs den Ausdruck »Energide« vor, worunter er sich einen einzelnen Zellkern mit dem von ihm beherrschten Protoplasma vorstellt. Bei einkernigen Zellen, die ja die überwiegende Mehrzahl bilden, ist die Energide nichts Anderes, als was Brücke schon früher als »Zellenleib«, Hanstein als »Protoplast« bezeichnet hat. In mehrkernigen Zellen und Zellfusionen dagegen (Bastfasern, Milchröhren), ferner bei den nicht cellulär gebauten Siphoneen und Phycomyceten enthält der einzige Protoplast nach Sachs eben so viele Energiden als Zellkerne vorhanden sind. Da man hier nun die hypothetischen Grenzen der einzelnen Energiden nicht wahrnimmt, so ist es auch unmöglich, sie als »organische Einheiten im morphologischen Sinne« zu bezeichnen. Da sich ferner nicht sicher behaupten lässt, dass jeder Zellkern eine bestimmte Plasmaportion allein und dauernd beherrscht (man denke nur, wie schon Zimmermann eingewendet hat, an mehrkernige Zellen mit lebhafter Plasmaströmung), so lässt sich der Begriff Energide als organische Einheit auch im physiologischen Sinne nicht aufrecht erhalten. Dies gilt übrigens nicht blos für mehrkernige Zellen. Die Plasmakörper einkerniger Gewebezellen hängen vielfach durch Plasmaverbindungen untereinander zusammen etc. und es ist von vornherein nicht ausgeschlossen, dass sich der Einfluss des Kernes in manchen Fällen vermittelst dieser Verbindungen von einer Zelle zur andern fortpflanzt. Es geht eben nicht wohl an, bei der Definirung der »organischen Einheit« des Pflanzen- und Thierkörpers die noch vielfach räthselhaften Beziehungen eines bestimmten Organes dieser Einheit zu den übrigen Theilen derselben in den Vordergrund zu rücken oder gar zum Ausgangspunkt zu wählen.

3) Gleichzeitig mit H. von Mohl, von welchem der Ausdruck »Protoplasma« herrührt (Ueber die Saftbewegungen im Innern der Zellen, Botanische Zeitung 1846 p. 73), erkannte auch Nägeli die Bedeutung des Protoplasmas für das Leben der Zelle (Zeitschrift f. wissensch. Bot. herausgeg. von Schleiden u. Nägeli, III. Heft, 1846). Dass der Protoplast ein complicirt gebauter Organismus ist, wurde zuerst von Brücke hervorgehoben. (Die Elementarorganismen; Sitzungsber. der Wiener Akademie B. XLI, 1861.) Er hat diesen complexen Aufbau mit dem Ausdrucke »organisirt« bezeichnet, während Nägeli denselben Ausdruck für rein physikalische Verhältnisse, für den micellaren Aufbau, für Quellungsverhältnisse etc. gebraucht. (Vgl. Nägeli u. Schwendener, das Mikroskop, II. Aufl. p. 532.) Nägeli zählt demnach auch

die Stärkekörner und Zellmembranen zu den »organisirten Substanzen«, während im Sinne Brücke's nur das lebende Protoplasma »organisirt« ist.

Unter Anlehnung an Brücke sind dann später Sachs und namentlich Pfeffer für die Auffassung des Protoplasten als eines höchst complicirt gebauten Organismus eingetreten. (Vgl. Pfeffer: Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge, Abhandl. der math. ph. Cl. der k. sächs. Akademie der Wissenschaften, XVI. Bd. 1890; ferner: Studien zur Energetik der Pflanze, ebenda XVIII Bd. 1892 p. 156 ff.) Auch Hanstein hat sich zu dieser Auffassung bekannt (Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg 1880).

Die zahlreichen Versuche, im organisirten Protoplasma eine bestimmte Structur nachzuweisen oder wahrscheinlich zu machen, sind von zwei ganz verschiedenen Standpunkten aus unternommen worden. Eine Anzahl von Forschern ging von Beobachtungsthatsachen aus, denen gegenüber theoretische Erwägungen erst in zweiter Linie in Betracht kamen. Hierher gehören die Versuche von Max Schultze, Flemming, C. Schneider u. A., eine feine fibrilläre Structur des Protoplasmas nachzuweisen, während Fromann und Heitzmann auf zoologischem, Schmitz und Strasburger auf botanischem Gebiete einen netzförmigen oder gerüstartigen Bau des Protoplasmas als durch directe Beobachtung constatirbar angenommen haben. Eine Anzahl anderer Forscher ist zur Annahme bestimmter Structurverhältnisse auf Grund theoretischer Ueberlegungen gekommen. Die von ihnen behauptete Structur oder Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleinsten organisirten Theilchen ist in diesen Fällen vor Allem ein theoretisches Postulat, um die Lebenserscheinungen des Protoplasmas, die Erscheinungen der Vererbung etc., verständlicher zu machen. Hierher gehört z. B. die Annahme Nägeli's, dass das feste »Idioplasma«, d. h. jener Theil des Protoplasmas, welcher der Träger der erblichen Anlagen ist, als zusammenhängendes Netzwerk die einzelne Zelle sowohl, wie den ganzen lebenden Pflanzenkörper durchziehe. Andere Forscher postuliren die Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleinsten individualisirten Theilchen, welche die ausschliesslichen Lebensträger vorstellen sollen. Während die »Plastidule« Elsberg's und Häckel's noch als eine Art von chemischen Molekülen auftreten, sind die »Granula« Altmann's, die »Pangene« de Vries', die »Biophoren« Weismann's, die »Plasome« Wiesner's bereits sehr complicirt gebaute Elementartheilchen des lebenden Protoplasmas. Altmann und Wiesner suchen die letzten lebenden Einheiten im Plasma auch durch die unmittelbare Beobachtung nachzuweisen. Die »Granula« des Ersteren sind aber unzweifelhaft sehr verschiedene Dinge, Eiweisskörnchen, Oeltröpfchen, Pigmentkörnchen etc., die man in der pflanzlichen Zellenlehre unter der nichts präjudicirenden Bezeichnung »Mikrosomen« zusammenzufassen pflegt. Auch Wiesner's »Plasome« dürften, so weit sie direct nachweisbar sein sollen, kaum durchgehends gleichartige homologe Plasmatheilchen sein.

All den verschiedenen Versuchen, das lebende Protoplasma in eine Anzahl gleichwerthiger Elementartheilchen, Lebenstheilchen, Lebenselemente, oder wie man sie nennen mag, aufzulösen, liegt bewusst oder unbewusst der Analogieschluss zu Grunde, dass so, wie sich die Organe und Gewebe des Thier- und Pflanzenkörpers aus untereinander gleichwerthigen, homologen Elementarorganen, den Zellen, aufbauen, auch der Plasmakörper der Zelle aus gleichwerthigen Elementartheilchen, die eine noch niedrigere Individualitätsstufe repräsentiren, zusammengesetzt sei. Das ist ja möglich, doch ein zwingender Grund, es anzunehmen, ist nicht vorhanden. Die als Constructionsbestandtheile des organisirten Protoplasmas auftretenden kleinsten Einheiten können, worauf schon Pfeffer hingewiesen hat, untereinander recht wohl specifisch verschieden sein. Sie brauchen ebensowenig gleichwerthige, homologe Theilchen vorzustellen, als die verschiedenen Constructionsbestandtheile eines Uhrwerkes, oder einer anderen complicirt gebauten Maschine, untereinander gleichartig und gleichwerthig sind. — Die Begründer und Anhänger derartiger Hypothesen sehen sich übrigens stets gezwungen, die einzelnen Lebenserscheinungen des Protoplasten, zu deren Erklärung sie durch ihre Annahme beitragen wollen, in jene letzten Lebenselemente hineinzuverlegen, über deren innere Structur sie aber nichts Bestimmtes auszusagen vermögen. Um diese Structur und ihren Zusammenhang mit der betreffenden Function handelt es sich aber gerade, wenn an eine causale Erklärung der Lebenserscheinungen gedacht wird. So wird durch jene Hypothesen das Räthsel blos um eine Stufe weiter hinausgeschoben, causal erklärt wird auch nicht eine Lebenserscheinung. Damit soll das Verdienstliche derartiger Speculationen nicht

geleugnet werden, da sie die Grenzen zwischen dem Erforschbaren und Unerforschbaren in der Organisation der lebenden Substanz noch schärfer hervortreten lassen.

Vgl. hierzu: W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. XVIII u. XX 1880 u. 1881; Derselbe, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung, Leipzig 1883. F. Schmitz, Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen, Sitzungsber. der niederrhein. Gesellsch. für Natur- u. Heilk. 1880. — H. de Vries, Intracellulare Pangenesis, Jena 1889. R. Altmann, die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen, Leipzig 1890. A. Weismann, Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung, Jena 1892. J. Wiesner, Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz, Wien 1892.

4) G. Berthold, Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886. C. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma, Leipzig 1892.

5) J. Reinke u. Rodewald, Ueber die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas von Aethalium septicum, Untersuchungen des bot. Institutes der Univers. Göttingen, II. Heft 1881. Frank Schwarz, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Cohn, V. Bd. 1887.

6) Ueber Plasmaströmungen: H. de Vries, Ueber die Bedeutung der Circulation u. der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze, Bot. Ztg. 1885. Ida Keller, Ueber Plasmaströmung, Zürich, 1890. P. Hauptfleisch, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen, Pringsheim's Jahrbücher 24. Bd. 1892. F. G. Kohl, Plasmavertheilung und Krümmungserscheinungen. Bot. Hefte, herausgeg. v. A. Wigand, 1. Heft 1885. (Vgl. dazu Fr. Noll, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg III. Bd. p. 496 ff.) E. Tangl, Zur Lehre von der Continuität des Protoplasma, Sitzungsber. der Wiener Akademie d. Wissensch. Bd. XC 1884. G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkerns bei den Pflanzen, Jena 1887 p. 102 ff.

7) Ueber die Hautschicht und Vacuolenwand: W. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen, Leipzig 1877; Derselbe, Ueber Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, II. Bd. p. 179 ff.; Derselbe, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen, Abhandl. der math. physisch. Classe der k. sächs. Akademie der Wissenschaften, XVI. Bd. 1890 p. 185 ff. H. de Vries, Plasmolytische Untersuchungen über die Wand der Vacuolen, Pringsheim's Jahrb. für wissensch. Bot. Bd. XVI. 1885 p. 465 ff. F. Went, Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung, Pringsheim's Jahrb. XIX. Bd. 1888 p. 295 ff. Fr. Noll, Die Wirkungsweise von Schwerkraft und Licht auf die Gestaltung der Pflanze, Naturwiss. Rundschau 1888 Nr. 4 u. 5; Derselbe in den Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, III. Bd. 1888 p. 532.

8) Ueber Bau und Zusammensetzung des Zellkerns: E. Strasburger, Ueber Zellbildung und Zelltheilung, III. Aufl. 1880. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung, Leipzig 1883. E. Zacharias, Ueber die chemische Beschaffenheit des Zellkerns, Bot. Ztg. 1881; Derselbe in Bot. Ztg. 1882, 1883, 1885, 1887.

9) Ed. Strasburger, Ueber die Wirkungssphäre der Kerne und die Zellgrösse, Histolog. Beiträge, V. Heft. Jena 1893; Fr. Schwarz, Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Theilung, Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, IV. Bd. 1884.

10) Ueber mehrkernige Zellen: F. Schmitz, Einige Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, Festschrift der naturforsch. Gesellsch. in Halle 1879; Derselbe, Ueber die Zellkerne der Thallophyten, Sitzungsber. d. Niederrh. Gesellsch. f. Nat. u. Heilk. Aug. 1879 u. Juni 1880. M. Treub, Sur des cellules végétales à plusieurs noyaux, Archiv. néerland d. sc. exact. et nat. T. XV. Fr. Johow, Untersuchungen über die Zellkerne in den Secretbehältern und Parenchymzellen der höheren Monocotylen, Inaug. Dissert. Bonn 1880. E. Strasburger, Einige Bemerkungen über vielkernige Zellen, Bot. Ztg. 1880. G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Drittes Cap. VII. Die Bedeutung der Mehrkernigkeit. Jena 1887.

11) Ueber die Function des Zellkerns: C. v. Nägeli, Mechanische Theorie der Abstammungslehre, München und Leipzig 1884 p. 368. O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, Jena 1885; E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, Jena 1884. A. Weismann, Die Continuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der



Vererbung, Jena 1885; Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung, Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, 42. Bd. 1885. — F. Schmitz, Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladiaceen, Festschr. der naturf. Gesellsch. in Halle 1879. G. Klebs, Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle, Biolog. Centralblatt, Bd. VII. 1887; Derselbe, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle, Untersuchungen aus dem bot. Institut in Tübingen. Bd. II. p. 489. G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887; Derselbe, Ueber Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Function des Zellkernes, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch. Bd. XCVIII. 1889. E. Palla, Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten, Flora 1890. p. 314. J. Gerassimoff, Einige Bemerkungen über die Function des Zellkernes, Bulletin de la Société imp. des Naturalistes de Moscou, Nr. 4. 1890; Derselbe, Ueber die kernlosen Zellen bei einigen Conjugaten, ebenda. — Auf zoologischer Seite beschäftigen sich mit der Function des Zellkerns die Arbeiten von Nussbaum, Gruber, Korschelt, Hofer, Verworn u. A.

12) E. Zacharias, Ueber die Zellen der Cyanophyceen, Bot. Ztg. 1890. O. Bütschli, Ueber den Bau der Bacterien und verwandter Organismen, Leipzig 1890. E. Palla, Beitrag zur Kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts, Jahrb. für wiss. Botanik, 25. Bd. 1893.

13) Ueber die Chromatophoren: H. v. Mohl, Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls, Tübingen 1837. C. Nägeli, Zeitschrift f. wissensch. Botanik, Heft 3. p. 110. Fr. Schmitz, die Chromatophoren der Algen, Verhandlungen des naturf. Vereins der Rheinlande und Westfalens, 40. Jahrg. 1889. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Ztg. 1880; Derselbe, Ueber die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper, Bot. Ztg. 1883; Derselbe, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik, 16. Bd. 1885. Arthur Meyer, Das Chlorophyllkorn etc., Leipzig 1883. G. Haberlandt, Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner in den Keimblättern von Phaseolus vulgaris, Bot. Ztg. 1877; Derselbe, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen, Flora 1888. K. Mikosch, Ueber die Entstehung der Chlorophyllkörner, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch. 1878; Derselbe, Ueber Vermehrung der Chlorophyllkörner durch Theilung, Oesterr. Bot. Zeitschrift 1877. H. Bredow, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren, Pringsheim's Jahrbücher Bd. XXII. 1891. A. Binz, Beiträge zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner, Flora 1892 (Ergänzungsband). A. Zimmermann, Zur Kenntniss der Leucoplasten, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Heft 1; Derselbe, Ueber die Chromatophoren in panachirten Blättern, ebenda, Heft 2. — Gegen die besonders von A. F. W. Schimper begründete und vertretene Auffassung von der genetischen Zusammengehörigkeit und Entstehung der Chromatophoren und der Bedeutung der Leucoplasten haben sich in neuerer Zeit M. E. Belzung, O. Eberdt und J. C. Koningsberger ausgesprochen, ohne jedoch stichhaltige Argumente dagegen vorzubringen.

14) Ausser den schon oben citirten Abhandlungen von H. de Vries, Pfeffer und Went über die Vacuolenwand vgl. H. de Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft, Pringsheim's Jahrbücher, 14. Bd. 1884. J. H. Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle, Pringsheim's Jahrb. 19. Bd. 1888. E. Crato, Morphologische und mikrochemische Untersuchungen über die Physoden, Bot. Ztg. 1893. A. Zimmermann, Ueber die Elaioplasten, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. I. p. 185. M. Raciborski, Ueber die Entwickelungsgeschichte der Elaioplasten der Liliaceen, Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Krakau 1893. Ueber pulsirende Vacuolen vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II. Bd. p. 398 und die dort citirte Litteratur.

15) Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellmembran: C. Nägeli, Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembranen, Bot. Mittheil. Bd. II. 1866. N. Pringsheim, Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. 1854. Crüger, Zur Entwickelungsgeschichte der Zellenwand, Bot. Ztg. 1855. Dippel, Die neuere Theorie über die feinere Structur der Zellhülle, Abhandl. der Senckenberg. Naturf. Gesellsch. X. Bd. 1876. Fr. Schmitz, Sitzungsberichte der Niederrhein. Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1880. E. Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882; Derselbe, Ueber das Wachsthum vegetabilischer Zellhäute, Histologische Beiträge. Heft II, Jena 1889. H. Leitgeb, Ueber Bau und Entwickelung der Sporenhäute, Graz 1884. H. Schenck, Untersuchungen über die Bildung von centrifugalen Wandverdickungen an Pflanzenhaaren

und Epidermen, Bonn 1884. Wille, Ueber die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen und das Wachsthum der Membranen durch Intussusception 1886.

J. Wiesner, Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch. Math. naturwissensch. Classe, Bd. 93. 1886; Derselbe, Die Elementarstructur und das Wachsthum der lebenden Substanz, Wien 1892. F. Krasser, Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiss in der pflanzlichen Zellhaut, Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 94. 1887. Fr. Noll, Experimentelle Untersuchungen über das Wachsthum der Zellmembran, Würzburg 1887. G. Krabbe, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur und des Wachsthums vegetabilischer Zellhäute, Pringsheim's Jahrbücher, 18. Bd. 1887. G. Klebs, Einige kritische Bemerkungen zu der Arbeit von Wiesner, »Untersuchungen etc.«, Biolog. Centralblatt 6. Bd. 1886; Derselbe in Bot. Ztg. 1887; Derselbe, Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Untersuchungen aus dem Bot. Institut in Tübingen, II. Bd. 1886. E. Zacharias, Ueber das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren, Flora 1891; C. Correns, Ueber Dickenwachsthum durch Intussusception bei einigen Algenmembranen, Flora 1889; Derselbe, zur Kenntniss der inneren Structur der vegetabilischen Zellmembranen, Pringsheim's Jahrb. 23. Bd. 1891; Derselbe, Ueber die vegetabilische Zellmembran. Eine Kritik der Anschauungen Wiesner's, ebenda, 26. Bd. 1894.

16) Ueber die chemische Zusammensetzung der Zellmembran vgl. A. Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik, Tübingen 1892. p. 135 ff. und die dort citirte Litteratur. — Ferner: W. Hofmeister, Die Rohfaser und einige Formen der Cellulose, Landwirthsch. Jahrbücher 1888; Derselbe, Die Cellulose und ihre Formen, ebenda 1889. E. Gilson, La cristallisation de la Cellulose etc. La Cellule p. p. Carnoy, Tome IX. 1893. J. Reiss, Ueber die Natur der Reservecellulose u. über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen, Landw. Jahrb. 1889. E. Schulze, Ueber die stickstofffreien Reservestoffe einiger Leguminosensamen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1889. J. Wiesner, Note über das Verhalten des Phloroglucins und einiger verwandter Körper zur verholzten Zellmembran, Sitzungsber. der Wiener Akademie Math. nat. Cl. 77. Bd. 1878. Singer, Beiträge zur näheren Kenntniss der Holzsubstanz und der verholzten Gewebe, ebenda, Bd. 85. 1882. E. Nickel, die Farbenreactionen der Kohlenstoffverbindungen, Berlin 1890. v. Höhnel, Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt, Sitzungsber. der Wiener Akademie, 76. Bd. K. Kügler, Ueber das Suberin, Strassburg 1884. E. Gilson, La subérine et les cellules du liège. La Cellule etc. p. p. Carnoy. Tome IV. 1890. W. Hofmeister, Ueber die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Aussenfläche von Samen und Pericarpien, Sitzungsberichte der k. sächs. Akad. der Wissensch., math.-phys. Cl. Bd. X. 1858. B. Frank, Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime, Pringsheim's Jahrb. Bd. 5. 1865. Nadelmann, Ueber Schleimendosperme der Leguminosen, ebenda, 21. Bd. 1890. H. Walliczek, Studien über die Membranschleime vegetativer Organe, ebenda, 25. Bd. 1893. L. Mangin, Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux, Bull. d. l. Soc. bot. de France, T. 109. 1889; Derselbe, Sur les réactifs colorants des substances fondamentales de la membrane, ebenda, T. 111. 1890. F. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889. E. Winterstein, Ueber Pilzcellulose, Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, Jahrg. 1895. p. 65 ff.

17) Die scheinbar directe Umwandlung der Hautschicht des Protoplasten in eine Zellwandschicht, der plasmatischen Zellplatte in die primäre Zellmembran, geht wahrscheinlich derart vor sich, dass die Hautschicht, resp. die Zellplatte in ihrem Innern die membranbildenden Stoffe, speciell Cellulose, erzeugt, d. h. abspaltet, deren Moleküle sich zunächst zu ganz kleinen Partikelchen (Micellen und Micellverbänden) vereinigen. Dieselben treten alsbald zu relativ festen Complexen zusammen, welche — ganz allgemein ausgedrückt — ein Netzwerk bilden, in dessen Maschen sich Plasma befindet. In dem Maasse, als dieses Netzwerk durch Wachsthum derber und dichter wird, verringert sich die Menge des in den Maschen enthaltenen Plasmas, theils durch Substanzverlust, indem es membranogene Stoffe abspaltet, zum Theile wohl auch durch Verdrängung oder active Zurückziehung in das übrige Cytoplasma. Schliesslich kann dann an Stelle der Hautschicht eine gänzlich plasmafreie Zellmembran vorhanden sein; von einer einfachen »Umwandlung« ist dabei jedoch keine Rede. — Natürlich ist es auch möglich, dass, wie bereits Klebs und Noll angedeutet haben, die membranbildenden Stoffe, speciell die Cellulose, nicht erst in der Hautschicht gebildet werden, sondern aus dem übrigen Cytoplasma in jene einwandern.



18) Das active Wachsthum der Zellmembran setzt einen bestimmten Zustand, eine bestimmte moleculare oder micellare Constitution derselben voraus, welche man als den »lebenden« Zustand der Zellhaut bezeichnen könnte. Schon Nägeli hat für den micellaren Aufbau der Membran drei verschiedene Zustände unterschieden, den »lebenden«, den »natürlich todten« und den »aufgequollenen« Zustand.

In neuerer Zeit hat besonders Wiesner die Auffassung zu begründen versucht, dass die Zellhaut wenigstens bis zu einer gewissen Grenze ihres Daseins ein lebendes Gebilde sei und actives Wachsthum zeige. Er verlegt aber den Grund ihres lebenden Zustandes nicht in ihre moleculare Constitution, sondern in ihren Gehalt an lebendem Plasma, welchen er auf verschiedene Art nachzuweisen sucht. Vor allem legt er Gewicht darauf, dass die Zellwände, zum mindesten so lange sie wachsen, ihren mikrochemischen Reactionen zufolge, eiweisshaltig sein sollen. Wenn nun auch der Plasmagehalt der Zellmembran nicht blos bei ihrer ersten Anlage, sondern auch später, so lange sie überhaupt Dicken- und Flächenwachsthum zeigt, erwiesen wäre, so würde doch dieses »Hautplasma« kein besonderes Plasma für sich sein, sondern mit dem Cytoplasma des Protoplasten in directer Verbindung stehen; d. h. mit anderen Worten, das Cytoplasma würde sich von der Hautschicht aus noch in die Zellwand hinein fortsetzen, und dieselbe in noch innigerer Weise durchdringen, als dies bereits für die von Tangl entdeckten »Plasmaverbindungen« bekannt ist. Nicht die Zellwand als solche wäre demnach lebend, sondern das in ihr enthaltene Protoplasma, das aber wie gesagt blos einen Theil des Gesammt-Cytoplasmas bilden würde. Das eigentliche Membrangerüst aber, welches die Zellwand erst zu dem macht, was sie ist und bedeutet, könnte trotzdem ein vollkommen lebloses Gebilde sein. — Uebrigens ist der von Wiesner und Krasser behauptete Eiweissgehalt der vegetabilischen Zellmembran von verschiedenen Forschern, wie Klebs, A. Fischer und in neuester Zeit besonders von Correns bestritten worden. Auch der Plasmagehalt der Membran im Sinne Wiesner's ist nach Correns u. A. nicht nachweisbar. — (Vgl. hierzu die in der Anmerkung 15 citirten Arbeiten von Wiesner, Krasser, Klebs und Correns.)

19) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre, 1884. p. 357 ff.

20) J. Sachs, Ueber einzellige Pflanzen, Sitzungsber. der physik. medic. Gesellsch. zu Würzburg, Nov. 1878.

21) J. M. Janse, Die Bewegungen des Protoplasmas von Caulerpa prolifera VI. Die Bedeutung der Zellstoffbalken, Pringsheim's Jahrbücher f. w. Bot. 21. Bd. 1890, p. 269 ff.

22) Die Attractionssphären, für welche Strasburger den Ausdruck Centrosphären in Vorschlag brachte, wurden zuerst in thierischen Zellen und später von Guignard auch in Pflanzenzellen entdeckt. Vgl. L. Guignard, Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales, Compt. rend. de l'Acad. d. sc. 9. März 1891; Derselbe, Nouvelles études sur la fécondation, Annales d. sc. nat. Bot. 7. Série, t. XIV. 1891. Bütschli, Ueber d. sog. Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung, Verhandl. des Naturh. med. Vereins zu Heidelberg, Bd. IV. 1892. Ed. Strasburger, Schwärmsporen, Gameten, pflanzliche Spermatozoiden und das Wesen der Befruchtung, Histolog. Beiträge, Heft 4, Jena 1892. Guignard, L'origine des sphères directrices, Journal de Botanique, 1894.

23) A. Zimmermann, Ueber das Verhalten der Nucleolen während der Karyokinese, Beiträge zur Morph. u. Phys. der Pflanzenzelle, Bd. II, Heft 1. Tübingen 1893.

24) Soltwedel, Jenaer Ztschrift. f. Naturwiss. Bd. XV. 1881.

25) Damit erledigt sich auch der Einwand Warburg's (Bot. Ztg. 1885. p. 29), dass »man consequenterweise je nach der verschiedenen Hauptfunction der Haut verschiedene Systeme zu unterscheiden hätte, als wichtigstes ein Schutzsystem gegen Transpiration, und daneben andere gegen Wärmestrahlung, intensive Beleuchtung, schnellen Temperaturwechsel etc.« Warburg wollte offenbar mit dieser unerfüllbaren Forderung die anatomisch-physiologische Abgrenzung des Begriffes »Hautgewebe« als unmöglich hinstellen. Er hat dabei übersehen, dass das Hautgewebe nicht »verschiedene Hauptfunctionen« übernimmt, sondern blos eine, die sich aber aus verschiedenen Theilfunctionen zusammensetzt.

26) Vgl. G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise, Leipzig 1893, p. 108; ferner E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt, Annales du jardin bot. de Buitenzorg, V. XI. 1893.

27) Eine Auseinandersetzung über die verschiedenen Möglichkeiten des Zustandekommens der Anpassungen, welche die verschiedenen Gewebe und localen Apparate des Pflanzenkörpers

zu harmonischem Zusammenwirken vereinigen, gehört nicht in den Rahmen dieses Buches. Sehr fruchtbare Gesichtspunkte hat in dieser Hinsicht W. Roux in seiner Abhandlung »Der Kampf der Theile im Organismus«, Leipzig 1881, (2. erweiterte Auflage in den Ges. Abhdlg., I. Bd. 1895. S. 135—422) entwickelt. Auch A. Weismann ist auf diese Frage in seiner anregenden Schrift »Aeussere Einflüsse als Entwickelungsreize«, Jena 1894, näher eingegangen.

28) Ed. Tangl, Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen, Pringsheim's Jahrb. Bd. XII. 1879—81; Derselbe, Ueber das Endosperm einiger Gramineen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch. Math. naturw. Cl. Bd. XCII. Abth. 1. E. Russow, Ueber die Perforation der Zellwand und den Zusammenhang des Protoplasmakörpers benachbarter Zellen, Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. der Universität Dorpat, Bd. VI. W. Gardiner, On the continuity of the protoplasm through the walls of vegetable cells, Arbeiten des bot. Institutes zu Würzburg, Bd. III. F. Kienitz-Gerloff, die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebselementen in der Pflanze, Bot. Ztg. 1891. Eine vollständige Litteratur über die Protoplasmaverbindungen findet man in einem Referate A. Zimmermann's in den Beiheften zum Bot. Centralbl. Jahrg. III. 1893. p. 332, 333.

29) Die Eintheilung der Gewebe nach anatomisch-physiologischen Principien und ihre praktische Durchführbarkeit ist seit dem Erscheinen von Schwendener's »Mechanischem Princip« und meiner »Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems« schon oftmals zum Gegenstand einer lebhaften Controverse geworden. Dieselbe kann in diesem Buche nicht gänzlich unbeachtet bleiben.

Dass die anatomisch-physiologische Eintheilungsweise von einem principiell richtigen Standpunkte ausgeht, wird gegenwärtig wohl allgemein zugegeben. Schon de Bary hat in seiner (descriptiv gehaltenen) »Vergleichenden Anatomie der Vegetationsorgane« 1877, die Uebereinstimmung zwischen Bau und Function ausdrücklich hervorgehoben. So heisst es in der Einleitung p. 2: »Die Untersuchung lehrt aber, dass die Anpassung an und Theilung in die vegetativen Arbeiten, die Ausbildung also zu Organen bestimmter Leistung und diese anzeigender Structur, bei weitem am reichsten und schärfsten durchgeführt ist für die Glieder niederer Ordnungen, Zellen und Zellcomplexe, resp. deren Umwandlungsproducte. Diese sind es, welche sich zunächst in die vegetativen Arbeiten theilen und nach denselben charakteristische Gestalt und besonders Structur erhalten.« Demgemäss fasst auch de Bary (l. c. p. 26, 27) sämmtliche Erscheinungen des Baues und der Anordnung der Gewebe als Anpassungserscheinungen auf und zwar 1) als unmittelbare Anpassungen, welche direct als solche erkennbar sind, und 2) als unerklärte anatomische Charaktere, »welche zwar auch abzuleiten sind von in irgend einer Epoche der phylogenetischen Entwickelung geschehenen Anpassungen, aber zur Zeit nicht auf diese ihre Ursachen sicher zurückgeführt werden können.« — De Bary nennt es dann p. 28 einen »naheliegenden Versuch, die einzelnen Abschnitte, welche von den Gewebearten und ihrer Vertheilung handeln, streng entweder nach differenten Anpassungsformen, oder nach den Abtheilungen des Systems zu ordnen«, er hält demnach die anatomisch-physiologische Eintheilungsweise für principiell berechtigt und naheliegend. Allein die vielen zur Zeit noch unerklärten anatomischen Charaktere veranlassten ihn, der rein descriptiven Behandlung des Gegenstandes den Vorzug zu geben. Seit der Abfassung des Buches von de Bary (mit welcher 1865 begonnen wurde) ist nun bereits eine Reihe von Jahren verstrichen und die Anzahl der unerklärten Merkmale ist gegenwärtig nicht mehr so gross, um für die anatomisch-physiologische Eintheilung und Betrachtung der Gewebe ein unüberwindliches Hinderniss zu bilden.

Von Interesse ist es, zu erfahren, wie sich einer der hervorragendsten Vertreter der Pflanzenphysiologie, Jul. Sachs, zur anatomisch-physiologischen Eintheilungsweise der Gewebe stellt. In der Einleitung der VIII. Vorlesung seines jüngsten Werkes (p. 131) werden die Gewebeformen als Zellverbindungen bezeichnet, »welche in ihrem Wachsthum und in ihrem sonstigen physiologischen Verhalten eine gewisse Uebereinstimmung darbieten«; und eine Gewebeverbindung, welche sich als ein »Ganzes von bestimmtem physiologischem Charakter« darstellt, wird als Gewebesystem bezeichnet. Damit erscheint also die anatomisch-physiologische Eintheilungsweise adoptirt, und consequenterweise müsste Sachs die Aufstellung von anatomisch-physiologischen Systemen nicht blos gutheissen, sondern geradezu fordern. In der That versucht er, die Hautgewebe und die Gefässbündel als anatomisch-physiologische Gewebesysteme zu charakterisiren — ob überall richtig, mag hier dahingestellt bleiben — damit aber hat es auch sein Bewenden und alle übrigen Gewebearten

werden zusammen als »Grundgewebe« dem Hautsystem und den Gefässbündeln zur Seite gestellt. Was gehört nun alles zum »Grundgewebe«? Assimilirendes Chlorophyllparenchym, farbloses Wassergewebe, reservestoffführendes Speichergewebe, mechanische Gewebestränge und Zellgruppen, die Schutzscheiden der Gefässbündel und die so verschiedenartigen Gewebe der Frucht- und Samenschalen. Niemand wird demnach behaupten wollen, dass das Grundgewebe »ein Ganzes von bestimmtem physiologischem Charakter« darstelle.

Dass der Begriff »Grundgewebe« auch vom rein anatomischen Standpunkte aus unhaltbar ist, hat bereits de Bary (l. c. p. 7) mit folgenden Worten hervorgehoben: »So sehr diese Unterscheidung (in 3 Gewebesysteme) auch geeignet sein mag, den Anfänger zu orientiren, so entspricht sie, wie ich glaube, doch nicht ihrem Zweck, einer gleichmässigen Darstellung der verschiedenen Differenzirungen der Pflanzengewebe als Basis zu dienen. Denn die Namen Haut- und Stranggewebe bezeichnen bei den Gefässpflanzen Gewebesysteme, welche durch bestimmte Gewebearten positiv charakterisirt sind; der Name Grundgewebe aber nur den Rest, dieser aber kann ebenfalls aus verschiedenen positiv charakterisirten Gewebearten und Gewebesystemen bestehen, welche dem Haut- und Strangsystem äquivalent sind.« —

Ich wende mich nun der praktischen Durchführbarkeit der anatomisch-physiologischen Eintheilung der Gewebe zu. In dieser Hinsicht kann, wie ich glaube, blos die wirkliche Durchführung endgiltig über die Durchführbarkeit entscheiden, und dieser Weg der Beweisführung soll eben in diesem Buche eingeschlagen werden. Blos auf eines möchte ich hier noch aufmerksam machen. Ein oft wiederholter Einwand gegen die physiologische Eintheilung der Gewebe besteht in dem Hinweis auf die Thatsache, dass die meisten Gewebearten nicht ausschliesslich eine Function leisten und demnach je nach dem Eintheilungsprincipe bald dem einen, bald dem andern physiologischen Gewebesysteme zugerechnet werden müssten. Dagegen ist nun zu bemerken, dass der thatsächlich vorhandene Unterschied von Haupt- und Nebenfunctionen jede Willkür oder jeden Zweifel bei der Zutheilung der einzelnen Gewebearten zu den verschiedenen physiologischen Systemen unmöglich macht. Die Hauptfunction eines Gewebes allein entscheidet, welchem Systeme dasselbe beizuzählen sei. Bei den höher entwickelten Pflanzen, von den Archegoniaten aufwärts, wird man nur selten in die Lage kommen, zwischen mehrerlei Functionen eines Gewebes die Hauptfunction nicht herausfinden zu können, und in einem solchen Falle ist die Stellung des betreffenden Gewebes im Schema der anatomisch-physiologischen Systeme unbestimmt. Sind denn aber, so darf man hinzufügen, die beschreibenden Anatomen betreffs der Stellung, welche die einzelnen Gewebearten im Gesammtschema einnehmen, niemals im Zweifel gewesen? Hat denn bezüglich der rein anatomischen Eintheilungsweise immer volle Einigkeit geherrscht?

Früher als in der Anatomie der Pflanzen hat sich in der Histologie und Anatomie der Thiere das Bedürfniss nach physiologischer Eintheilungsweise geltend gemacht. So sagt einer der hervorragendsten Histologen der Gegenwart, Fr. Leydig, in seinem 1857 erschienenen »Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere« p. 21: »Was nun speciell die Classificirung der Gewebe betrifft, so däucht mir, dass eine solche kaum mit Consequenz sich auf die Form der Theile stützen lässt..... Ich nehme deshalb die physiologischen Beziehungen der Elementartheile zur Richtschnur, indem ich mir nach folgendem Schema die Gewebe zurechtlege.« Es folgt sodann eine allgemeine Eintheilung der Gewebe des Thierreichs nach physiologischen Gesichtspunkten. — Vgl. auch den Aufsatz von Hermann von Meyer im biolog. Centralblatte 1883, Nr. 12.«

Die vorstehende Anmerkung wurde vorwiegend aus historischen Gründen fast vollinhaltlich aus der ersten Auflage dieses Buches in die zweite aufgenommen.

Ich habe dem Gesagten nur wenig hinzuzufügen. Seit dem Erscheinen der 1. Auflage ist ein umfassendes Lehr- oder Handbuch der Pflanzenanatomie nicht publicirt worden; in den seither erschienenen Lehrbüchern der Botanik aber wird den Ergebnissen der anatomisch-physiologischen Richtung zumeist in der Weise Rechnung getragen, dass innerhalb des Rahmens einer auf descriptiv-anatomischer, oder theilweise auch entwickelungsgeschichtlicher und phylogenetischer Grundlage aufgebauten Gewebeeintheilung anatomisch-physiologische Details über die verschiedenen Gewebe untergebracht werden. (Vgl. z. B. das Lehrbuch der Botanik für Hochschulen von Strasburger, Noll, Schenck und Schimper, Jena 1894.) In einem Lehrbuche kann ein solches Verfahren aus didaktischen Gründen berechtigt sein, doch unterlasse ich es, hier diese Frage zu discutiren.

Dagegen hat E. Warming in seinem Lehrbuche »Den almindelige Botanik«, Kopenhagen 1886, die in diesem Buche durchgeführte Eintheilung der Gewebe acceptirt. Ebenso A. Tschirch in seiner »Angewandten Pflanzenanatomie«, Wien und Leipzig 1889.

Eine von der von mir vorgeschlagenen in mehreren Punkten abweichende Eintheilung der Gewebearten nach ihren physiologischen Leistungen hat A. B. Frank in seinem »Lehrbuch der Botanik«, Leipzig 1892. I. Band p. 112 dem Abschnitt über die Anatomie zu Grunde gelegt. Er stellt folgende sechs »Hauptarten« von Geweben auf: 1. die Meristeme oder Theilungsgewebe, 2. die Hautgewebe, 3. das Wasserleitungssystem (Fibrovasalstränge), 4. das Grundgewebe mit seinen Unterabtheilungen, dem Stoffleitungsgewebe, dem Speichergewebe und dem Assimilationsgewebe, 5. das Secretionssystem, 6. die mechanischen Gewebe oder Festigungsgewebe.

Man sieht hieraus, dass sich Frank nach Thunlichkeit an die Sachs'sche Gewebeeintheilung anlehnt. Vor allem hält er an dem Begriffe »Grundgewebe« fest; er definirt dasselbe mit Sachs als jene Gewebemasse, die nach Abzug des Hautgewebes und der Fibrovasalstränge übrig bleibt. Dadurch geräth er sofort in Widerspruch mit der Aufstellung der mechanischen Gewebe als eines selbständigen Gewebesystems, welches Sachs consequenterweise zum Grundgewebe rechnet. Die Leitungsgewebe, die doch offenbar eine physiologische Einheit bilden, bringt er theils im »Wasserleitungssystem«, theils als Unterabtheilung im »Grundgewebe« unter. Die Capitelüberschrift auf p. 167 »Das Wasserleitungssystem oder die Fibrovasalstränge, Gefässbündel oder Leitbündel« enthält zum mindesten zwei Unrichtigkeiten, denn das Wasserleitungssystem ist doch nur ein Theil der Fibrovasalstränge und diese sind, da sie häufig zum Theil auch aus mechanischen Strängen bestehen, nicht mit den Gefässbündeln zu identificiren. An dieser Begriffsverwirrung ist zum Theile die unrichtige Annahme Frank's schuld, dass das Leptom, speciell die Siebröhren, nicht eiweissleitende, sondern blos eiweissspeichernde Organe seien. Frank müsste sie nun folgerichtig zu den Speichergeweben rechnen, doch hindert ihn daran der Umstand, dass er letztere zum Grundgewebe zählt. So werden also die Siebröhren wie überhaupt der »Weichbast« aus topographischen Gründen im Wasserleitungssystem untergebracht! Die Hautgewebe definirt Frank nicht physiologisch, sondern rein topographisch als die »oberflächlichen Zellschichten« und rechnet hierzu auch das Absorptionsgewebe der Wurzeln, die Spaltöffnungen etc. Aus all dem ergiebt sich, dass Frank zwischen dem rein topographisch-anatomischen und dem physiologischen Eintheilungsprincipe schwankt; eine Eintheilung der Gewebearten »nach ihren physiologischen Leistungen« ist die Frank'sche Gewebeeintheilung gewiss nicht.

Zweiter Abschnitt.

Die Bildungsgewebe.

I. Allgemeines.

Das stufenweise Aufsteigen der histologischen Gliederung, welches wir in der Stammes-Entwickelung des Pflanzenreiches so deutlich verfolgen können, tritt uns auch bei der Untersuchung jedes im Wachsthum begriffenen Sprosses, jeder fortwachsenden Wurzel nicht minder auffällig entgegen. Wenn wir einen Quer- oder Längsschnitt aus dem obersten Ende eines solchen Organes betrachten, so fällt uns sofort die Gleichförmigkeit des plasmareichen, zartwandigen Gewebes auf, welches die Mannigfaltigkeit der Zellformen und Gewebearten in den älteren, rückwärts gelegenen Partien des Organs noch nicht ahnen lässt. Eine scharfe Grenze zwischen jenem gleichförmigen Gewebe des Vegetationspunktes und den vollkommen differenzirten Gewebesystemen des Organs ist begreiflicherweise nicht vorhanden. Das erstere sondert sich bereits knapp unter dem Vegetationspunkte in mehrere ungleichartige Gewebe, die aber noch immer die wichtigsten Merkmale, den Plasmareichthum, die Zartheit der Zellwände und die Theilungsfähigkeit der Zellen, miteinander gemein haben. In noch grösserer Entfernung vom Vegetationspunkte gewinnen dann allmählich die unterscheidenden Merkmale der einzelnen Gewebearten und Gewebesysteme die Oberhand, bis schliesslich jener Zustand der Differenzirung erreicht ist, welcher den Anforderungen der mehr oder minder weit vorgeschrittenen Arbeitstheilung vollkommen entspricht.

Die im Vorstehenden charakterisirten Gewebe des Vegetationspunktes und der unmittelbar angrenzenden Zonen des Spross- oder Wurzelendes stehen nun zu der Mehrzahl der verschiedenen Gewebesysteme, deren Schilderung in den folgenden Abschnitten enthalten ist, im Verhältnisse des embryonalen Stadiums zum ausgebildeten Zustande; sie sind mit anderen Worten »Bildungsgewebe« gegenüber den »Dauergeweben«. Der mit der allmählichen Ausbildung und Differenzirung der embryonalen Gewebe des Vegetationspunktes begonnene Entwickelungsprocess endet nach einer Periode lebhaften Wachsthums und verschiedenartiger Ausgestaltung mit dem Eintritt der vollständigen Functionstüchtigkeit der betreffenden Dauergewebe [1]). Damit ist nicht gesagt, dass in diesen letzteren keine nachträglichen histologischen Veränderungen mehr stattfinden können. Allein dieselben gehören streng genommen nicht mehr

zur »Entwickelungsgeschichte« des Gewebes und hängen auch gewöhnlich mit irgend einem Wechsel der physiologischen Function zusammen oder sie leiten den vollständigen Verlust derselben ein. Wenn z. B. die grünen Rindenzellen einer Buche, welche eine geraume Zeit hindurch im Dienste der Stoffleitung und Stoffspeicherung standen, zum Schlusse ansehnlich verdickte und verholzte Zellwände erhalten und ihren lebenden Plasmaleib einbüssen, so deutet dieser histogenetische Vorgang an, dass die betreffenden Rindenzellen aus dem Dienste des Ernährungssystems in den des Hautsystems übergetreten sind, indem sie nunmehr die Festigkeit der Borke erhöhen helfen.

Die allgemeine Charakteristik der Bildungsgewebe wäre unvollständig, wenn wir dieselbe ausschliesslich als die embryonalen Stadien der Dauergewebe ansehen würden. So lange nämlich das betreffende Organ wächst, gehen die Bildungsgewebe nie vollständig in der Bildung der Dauergewebe auf; sie regeneriren sich vielmehr gleichmässig und wahren so gewissermaassen, den aus ihnen hervorgehenden Dauergeweben gegenüber, ihre Selbständigkeit. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheinen die Bildungsgewebe in ihrer Gesammtheit als ein Gewebesystem von bestimmter physiologischer Function: sie haben das Material für den Aufbau der Dauergewebe zu liefern; sie haben die Bausteine herbeizuschaffen, aus welchen der so mannigfaltige Bau der Dauergewebe aufgeführt wird. Als den unmittelbarsten Ausdruck dieser Function müssen wir die in jedem Bildungsgewebe reichlich auftretenden Zelltheilungen betrachten, weshalb man die Bildungsgewebe mit Nägeli auch als »Theilungsgewebe« oder »Meristeme« bezeichnen kann.

Wir haben bisher blos einen, allerdings den häufigsten Ort des Vorkommens der Bildungsgewebe kennen gelernt: es ist dies der endständige Vegetationspunkt, beziehungsweise die Vegetationsspitze der im Wachsthum begriffenen Stengel und Wurzeln. Nicht immer ist aber die Lage der Bildungsgewebe eine so periphere. In den Halmen der Gräser tritt über jedem Knoten eine Zone aus Bildungsgewebe auf, welche zu dem darüber befindlichen Internodium in demselben entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse steht, wie eine Vegetationsspitze zu den rückwärts gelegenen Stammabschnitten. Solche zwischen Dauergeweben eingeschaltete oder intercalare Wachsthumszonen kommen auch in der Blüthenregion nicht selten vor, doch würde es hier zu weit führen, auf derlei Fälle näher einzugehen. Bestimmte Bildungsgewebe treten ihrer Natur nach überhaupt niemals an den Vegetationspunkten, sondern stets nur zwischen Dauergeweben eingeschaltet auf, so z. B. der den Kork erzeugende Phellogenmantel und der Verdickungsring des Gymnospermen- und Dicotylenstammes.

Wiederholt ist bereits im Vorstehenden angedeutet worden, dass es verschiedene Arten von Bildungsgeweben oder Meristemen giebt. Das ursprünglichste Bildungsgewebe der Vegetationspunkte wird als Urmeristem bezeichnet, weil es gewissermaassen den Urzustand sämmtlicher Gewebearten des ausgewachsenen Organes vorstellt. Das Urmeristem differenzirt sich früher oder später in die drei primären Meristeme der Vegetationsspitze, in das Protoderm, das Procambium und Grundmeristem, welche bereits den anatomisch-topographischen Charakter der aus ihnen hervorgehenden Dauergewebe in allgemeinen Umrissen andeuten: sie lassen den Unterschied zwischen Haut-

und Binnengewebe erkennen und weisen auch auf den Gegensatz und die Vertheilung der Prosenchymstränge und Parenchymmassen hin. Nicht selten gestatten sie auch einen Rückschluss auf die phylogenetische Abstammung und Entwickelung der aus ihnen hervorgehenden Dauergewebe. Ueber die künftige physiologische Bedeutung dieser letzteren sagen allerdings die primären Meristeme nichts aus.

Den primären Meristemen stehen die secundären oder Folgemeristeme gegenüber. In typischer Weise entstehen dieselben aus lebenden, plasmaführenden Dauergeweben, welche in bestimmten Schichten oder Lagen nach wiederholten Zelltheilungen von Neuem zu Bildungsgeweben werden. Allgemein betrachtet gehört also die Entstehung von Folgemeristemen in die Kategorie jener Erscheinungen, die wir in der Einleitung unter den Begriff des »Functionswechsels« zusammengefasst haben. Wenn z. B. die subepidermale, grüne Rindenparenchymschicht eines Zweiges durch tangentiale Theilungen ihrer Zellen zu einem korkbildenden Gewebe, zu Phellogen wird, so haben wir es hier mit einem typischen Folgemeristem zu thun.

Wir wollen nun zu den allgemeinen Eigenschaften der Bildungsgewebe übergehen, welche natürlich eben so gut mit den Aufgaben dieser Gewebe in Beziehung gesetzt werden können, wie die histologischen Eigenthümlichkeiten der Dauergewebe mit den ihnen zukommenden physiologischen Functionen.

Die Zellen aller Bildungsgewebe sind zartwandig. Die Zartheit der Zellmembranen lässt nicht nur die Möglichkeit aller verschiedenen Grade und Arten von Zellwandverdickungen offen, sondern erleichtert auch in hohem Maasse die Zufuhr von Nahrungsstoffen, ohne welche ein jedes Bildungsgewebe sich bald erschöpfen und seine Thätigkeit einstellen müsste. Die aus relativ reiner Cellulose bestehenden Zellwände sind ferner der Regel nach einfache, ungespaltene Lamellen, wie sie bei den Zelltheilungen durch Umwandlung der plasmatischen Zellplatten in die neuen Scheidewände gebildet werden.

Die Plasmakörper der Meristemzellen kennzeichnen sich vor Allem durch ihre massige Ausbildung und füllen die Zelllumina vollständig aus. Grössere Vacuolen und Zellsafträume sind nicht vorhanden. Alle grobkörnigen Einschlüsse und Einlagerungen, wie grössere Stärkekörner, Oeltropfen etc. fehlen vollständig; derartige Einschlüsse bilden sich nur bei minimalem Stoffverbrauch, resp. bei Stoffspeicherung, und die Bildungsgewebe sind in ernährungsphysiologischer Hinsicht die anspruchsvollsten Gewebearten. Von relativ besonderer Grösse sind die Zellkerne der Meristemzellen, was schon im I. Abschnitt betont und mit der Function der Kerne in Zusammenhang gebracht wurde (S. 22). Die Chromatophoren sind als Leucoplasten, seltener bereits als kleine blassgrüne Chloroplasten entwickelt (Fig. 5, *B*, *C*). Endlich wäre unter den allgemeinen Eigenschaften der Bildungsgewebe noch die relative Kleinheit der Zellen und ihre bereits hervorgehobene Theilungsfähigkeit anzuführen, Eigenschaften, die sich aus der Natur der Bildungsgewebe von selbst ergeben.

Beim Uebergang der Bildungsgewebe in Dauergewebe erfahren die gegenseitigen Lagerungsverhältnisse der einzelnen Zellen mannigfache Veränderungen, welche durch den Umstand bedingt werden, dass Grösse und Form der Zellen im ausgebildeten Zustande sehr verschieden sind und dass die physiologischen

Aufgaben der betreffenden Zellen und Zellcomplexe nicht selten eine Lagerung erheischen, welche von der Lagerung der Meristemzellen, aus denen sie sich entwickelt haben, mehr oder minder abweicht. So finden oft sehr ansehnliche Verschiebungen der sich entwickelnden Zellen statt, welche durch ihr individuelles Wachsthum herbeigeführt werden und nicht mit jenen gesetzmässigen Verschiebungen zu verwechseln sind, welche die Zellen aus rein mechanischen Gründen durch das Wachsthum des ganzen Organs erfahren. Solche individuelle, durch actives Wachsthum bedingte Verschiebungen treten z. B. ein, wenn sich die Zelläste der ungegliederten Milchröhren in die angrenzenden Gewebe einzwängen, wenn die spitzen Enden von Bastzellen an einander vorüberwachsen, wenn die sich erweiternden Tracheen und Siebröhren die benachbarten Zellen auseinanderdrängen und verschieben. Es ist das Verdienst Krabbe's, auf die allgemeine Verbreitung solcher Verschiebungsprocesse hingewiesen zu haben [2]). Er führt dieselben auf »gleitendes Wachsthum« der Zellen zurück, indem er annimmt, dass ausgedehntere Wandpartien im Flächenwachsthum begriffen sind. In diesem Falle müssen natürlich die Wände benachbarter Zellen sich aufeinander verschieben, aneinander vorübergleiten. Wahrscheinlicher ist es allerdings, wie schon A. Zimmermann betont hat, dass, wenn sich wachsende Zellen mit ihren Spitzen und Kanten zwischen benachbarte Zellen einzwängen, die Zellmembranen ein localisirtes Flächenwachsthum zeigen, welches sich auf die eben genannten Partien der Wand beschränkt. Ein wirkliches Gleiten der Zellwände aufeinander, welches schon wegen der häufigen Plasmaverbindungen, die ja dabei zerrissen würden, kaum möglich ist, brauchte dann gar nicht stattzufinden.

Am Schlusse dieser allgemeinen Erörterungen möge noch Einiges über die verschiedenen Einrichtungen zum Schutze der Bildungsgewebe mitgetheilt werden. Dass die Bildungsgewebe, welche zu den zartesten Geweben der Pflanze gehören, eines ausgiebigen Schutzes gegen schädliche mechanische und meteorologische Einflüsse bedürftig sind, ist einleuchtend. Hierzu stehen der Pflanze sehr verschiedenartige Mittel zu Gebote. Bei einer peripherischen Lage der Vegetationspunkte ist es ein in verschiedenen Variationen angewandtes Verfahren der Pflanze, durch Umwallung oder Einhüllung mit älteren, resistenteren Geweben oder Organen die empfindlichen Bildungsgewebe zu schützen. Schon bei den Thallophyten begegnen wir dieser Schutzeinrichtung: der Vegetationspunkt der Fucaceensprosse befindet sich am Grunde eines Hohlraums, der mit enger Spalte nach aussen mündet. Bei verschiedenen Lebermoosen (Metzgeria, Marchantia), sowie bei den Prothallien der Farne liegt der Vegetationspunkt gleichfalls am Grunde einer Einbuchtung, welche von zwei vorragenden Thalluslappen gebildet wird. An den Laub- und Blüthensprossen der Phanerogamen wird der Schutz der kegelförmigen Vegetationsscheitel gewöhnlich durch die in der Knospenlage befindlichen, d. h. nach oben zusammengeschlagenen und gefalteten jungen Blätter bewerkstelligt. Oft sind die den Vegetationspunkt schützenden jungen Blattorgane selbst noch eines gewissen Schutzes bedürftig, vor Allem wenn die betreffenden Knospen überwintern müssen, oder wie bei Keimpflanzen die deckende Erdschicht zu durchbrechen haben. Im ersteren Falle werden alle empfindlichen Organe der Knospen von derben, lederartigen Blattgebilden umhüllt, den sogenannten Tegmenten; im letzteren Falle dagegen

kommt die Knospe sehr häufig durch Nutation des sie tragenden Stengeltheiles in eine nickende Stellung, und indem beim Durchbrechen des Bodens der gekrümmte Theil des Sprosses vorangeht, wird die Knospe in geschützter Lage einfach nachgezogen. Im Anschlusse hieran ist die bei verschiedenen Meeresalgen (Polysiphonia-Arten, Helicothamnion u. A.) zu beobachtende Einrollung der Scheitel zu erwähnen, welche das Urmeristem gleichfalls in eine geschützte Lage bringt. Am nothwendigsten ist der Schutz der Vegetationspunkte in jenen Organen der Pflanze, welche zeitlebens im Erdreich verweilen und deren Wachsthum sich ausschliesslich in diesem Medium vollzieht. Dies sind vor allem die typischen Wurzeln, deren Vegetationspunkte bei dem Mangel an knospenbildenden Seitenorganen gewissermaassen auf Selbstschutz angewiesen sind; sie erreichen denselben in sehr vollkommener Weise durch Bildung von resistenten Wurzelhauben, durch welche das an Stengeln und Blättern oberflächlich gelegene Urmeristem in das Innere des Organs versetzt erscheint.

II. Das Urmeristem.

Das ursprünglichste, im wahren Sinne des Wortes primordiale Bildungsgewebe ist das Urmeristem, weil dasselbe für das gesammte Organ, für Stengel, Blatt oder Wurzel, die Bausteine liefert. Dieser allgemeinen Function nach zeigen sich im anatomischen Bau des Urmeristems noch keinerlei Differenzirungen, welche zum Zwecke der Ausbildung bestimmter anatomisch-physiologischer Gewebesysteme eingeleitet würden. Die vorhandenen Ungleichheiten, welche die Grösse, Gestalt und Anordnung der einzelnen Meristemzellen betreffen, haben blos auf den entwickelungsgeschichtlichen Zusammenhang dieser Zellen Bezug; sie werden ausschliesslich bedingt durch die Art und Weise, wie die Abscheidung neuer Gewebselemente seitens des Urmeristems und seine eigene Regeneration vor sich geht. Die Zelltheilungen, welche diese Vorgänge begleiten, vollziehen sich mit grösserer oder geringerer Regelmässigkeit, sie sind leichter oder schwerer übersehbar und auf ihr Studium haben seit den grundlegenden Untersuchungen Nägeli's[3]) zahlreiche Forscher Fleiss und Mühe verwendet.

A. Randzellen und Scheitelzellen[4]).

Die Vertheilung und Anordnung des Meristems hängt von der Form und dem Wachsthum des betreffenden Pflanzenkörpers oder Pflanzenorganes ab. Handelt es sich z. B. um das Wachsthum einer mehr oder weniger kreisförmigen Zellfläche, dann bilden die ringsum befindlichen Randzellen, welche sämmtlich unter sich gleichwerthig und von gleichem Wachsthumsvermögen sind, das Urmeristem. Die parallel zur Umrisslinie der Zellfläche sich theilenden Randzellen rücken im Laufe des Wachsthums successive nach aussen vor und erscheinen so als die Endzellen von fächerförmig ausstrahlenden Zellreihen. So wächst z. B. der Thallus von Melobesia (Fig. 9). Lassen wir in Gedanken eine solche Zellfläche um eine Längs- oder Querachse rotiren, so erhalten wir einen kugelförmigen Zellkörper, dessen oberflächlich gelegene Zellen das allseitig

gleichmässige Wachsthum desselben vermitteln und in ihrer Gesammtheit das Urmeristem des Körpers vorstellen. Auch hier kommt es natürlich zur Bildung von Zellreihen, welche strahlenförmig von innen nach aussen verlaufen.

Eine andere, mehr oder minder localisirte Anordnung des Urmeristems kommt zu Stande, wenn die betreffende Zellfläche oder der Zellkörper nach einer bestimmten Richtung hin ein rascheres Wachsthum zeigt, wenn, mit anderen Worten, Längen- und Breitenwachsthum differenzirt sind. Die Randzellen besitzen in diesem Falle ein ungleiches Wachsthumsvermögen; die am Vorderrande liegenden wachsen und theilen sich rascher, sie bilden die Scheitelregion und vermitteln das Scheitelwachsthum des in die Länge wachsenden Pflanzentheiles. Auch beim Scheitelwachsthum können die Zellreihen bogenförmig gegen die Oberfläche des Scheitels divergiren, wobei dann die Randzellen nicht weiter ausgezeichnet sind (Fig. 10). Viel häufiger ist aber der Verlauf der Zellwände im Urmeristem ein derartiger, dass eine bestimmte Randzelle als einzige Initialzelle des Vegetationspunktes erscheint, von welcher sich alle übrigen Zellen des Urmeristems genetisch ableiten lassen. Diese Urmutterzelle nimmt den Scheitel des Vegetationspunktes ein und wird deshalb als Scheitelzelle bezeichnet. In anderen Fällen zwingt aber die Anordnung der Zellwände des Urmeristems zur Annahme einer Mehrzahl von scheitelständigen Initialzellen. Eine solche Scheitelzellgruppe, welche aus zwei bis mehreren Initialzellen bestehen kann, weist natürlich hinsichtlich der Zelltheilungsvorgänge

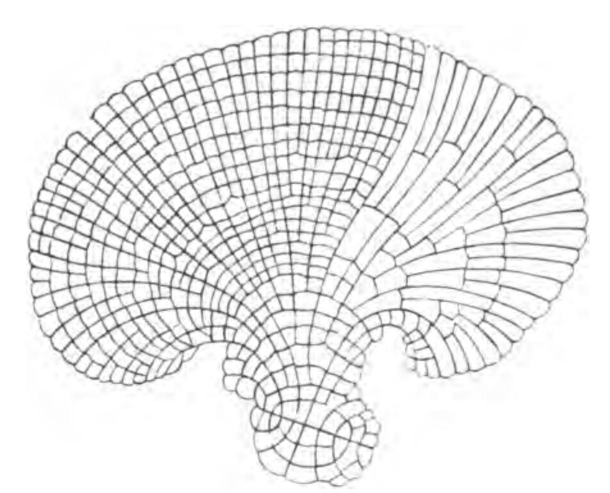


Fig. 9. Melobesia Lejolisii (Floridee). Nach Rosanoff und Sachs. (Sachs, Vorlesungen.)

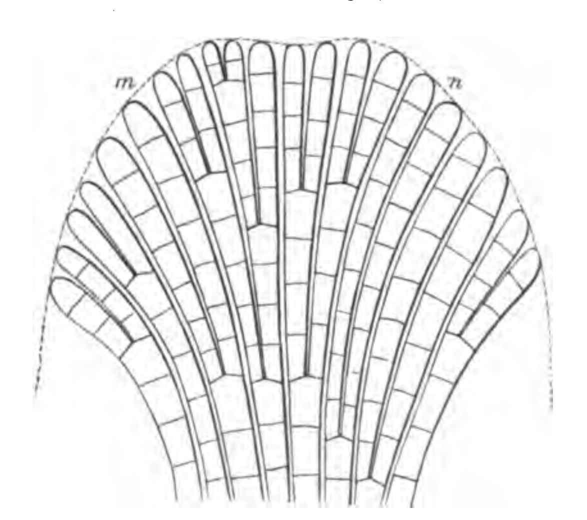


Fig. 10. Thallusspitze von Stypopodium atomarium, halbschematisch; die in Wirklichkeit zum Gewebe verbundenen Zellreihen sind als getrennte Fäden dargestellt. Nach Nägeli und Schwendener. (Nägeli und Schwendener, Mikroskop.)

viel grössere Complicationen auf als eine einzige Scheitelzelle. Doch muss bereits an dieser Stelle betont werden, dass der Unterschied zwischen Scheitelwachsthum mit einer Scheitelzelle und solchem mit mehreren Initialzellen schon aus phylogenetischen Gründen kein principieller sein kann; Aufgabe der entwickelungsgeschichtlichen Forschung ist es, das Gemeinschaftliche in jenen verschiedenen Arten des Scheitelwachsthums aufzudecken und das Vorhandensein von Uebergängen nachzuweisen.

B. Vegetationspunkte mit einer Scheitelzelle.

Das Scheitelwachsthum geht in den hierhergehörigen Fällen derart vor sich, dass von der Scheitelzelle nach bestimmten Intervallen Tochterzellen abgeschnitten werden, die sogenannten Segmente, welche sich weiter theilend das vielzellige Urmeristem aufbauen. Die um das abgeschnittene Segment verkürzte, beziehungsweise verkleinerte Scheitelzelle regenerirt sich durch Wachsthum, bis sie die anfängliche Grösse wieder erreicht hat und nun einen neuen Theilungsschritt eingeht.

Nach der vorliegenden Darstellung haben wir es in der Scheitelzelle mit einer persistirenden Initialzelle zu thun, und diese Auffassung scheint mir die einzig natürliche zu sein. Eine andere, oftmals mit Nachdruck betonte Auffassung leugnet die Identität der sich rhythmisch theilenden Scheitelzelle: durch jede Theilung werden zwei Schwesterzellen gebildet, von welchen die eine das Segment vorstellt, die andere dagegen der gewesenen Mutterzelle gleicht und als neue Scheitelzelle an ihre Stelle tritt. Jede Scheitelzelle bestünde also bis zur Bildung des ersten Segmentes und würde dann einer neuen Scheitelzelle Platz machen. Diese Auffassung stützt sich aber mehr auf einen blossen Sprachgebrauch als auf die thatsächlichen Verhältnisse. Man pflegt nämlich die aus der einmaligen Theilung einer Zelle hervorgehenden beiden Zellen als Tochterzellen und im Verhältnisse zu einander als Schwesterzellen zu bezeichnen. Dieser Vergleich — denn etwas Anderes liegt nicht vor — ist aber nur dann vollkommen zutreffend, wenn beide Tochter- oder Schwesterzellen in ihrem morphologischen und physiologischen Verhalten miteinander übereinstimmen. Dies ist aber bei der sich normal theilenden Scheitelzelle durchaus nicht der Fall. Das Segment ist in morphologischer und physiologischer Hinsicht etwas Neues, die Scheitelzelle dagegen bleibt immer das Gleiche. Die richtige Anwendung des obigen Sprachgebrauches wird also in diesem Falle dazu führen, statt von zwei Schwesterzellen von einer Mutter- und einer Tochterzelle zu sprechen und nicht die Scheitelzelle mit ihrem Segmente, sondern die successiven Segmentzellen untereinander als Schwesterzellen zu bezeichnen. Die Annahme einer persistirenden Scheitelzelle erscheint hiernach vollkommen begründet.

Wir wollen nunmehr die häufigeren Theilungsvorgänge bei der Segmentbildung näher betrachten [5]).

Im einfachsten Falle, wie ihn Fig. 11 darstellt, theilt sich die Scheitelzelle durch successive Querwände, durch welche ebenso viele reihenförmig übereinanderliegende Segmente gebildet werden. Die genetisch aufeinanderfolgenden Segmentwände sind in der Figur mit römischen Ziffern (I, II, III, IV) bezeichnet.

Jedes Segment wird bald darauf durch eine gleichfalls horizontale Wand in eine obere und untere Gliedhälfte zerlegt; diese Querwände sind in der Figur arabisch beziffert. In den Gliedhälften stellen sich sehr bald Längswände ein, wodurch es zunächst zur Quadrantenbildung und späterhin zur Differenzirung von peripherischen und centralen Zellen kommt. Dieselben theilen sich dann wieder mehrmals durch Querwände. Jedes Segment wird derart, ohne ein nennenswerthes Wachsthum zu zeigen, zu einem vielzelligen Gewebestück, welches aus

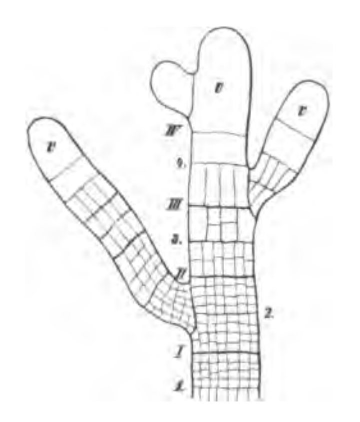
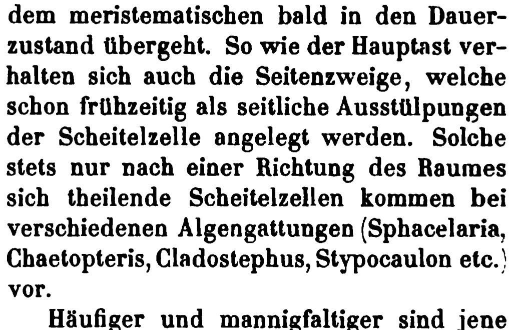


Fig. 11. Thallusast von Sphacelaria scoparia mit Seitenzweigen; *v* Scheitelzelle; *I, II, III, IV* die successiven Segmentwände; *1, 2, 3, 4* die ersten in den Segmenten auftretenden Querwände.



dem meristematischen bald in den Dauerzustand übergeht. So wie der Hauptast verhalten sich auch die Seitenzweige, welche schon frühzeitig als seitliche Ausstülpungen der Scheitelzelle angelegt werden. Solche stets nur nach einer Richtung des Raumes sich theilende Scheitelzellen kommen bei verschiedenen Algengattungen (Sphacelaria, Chaetopteris, Cladostephus, Stypocaulon etc.) vor.

Häufiger und mannigfaltiger sind jene Fälle, in welchen sich die Scheitelzelle durch schiefe Segmentwände, also nach verschiedenen Richtungen des Raumes theilt. Die Scheitelzelle erscheint dadurch in das übrige Gewebe des Urmeristems bald mehr bald weniger tief eingesenkt. Bei verschiedenen Lebermoosen (Metzgeria, Aneura, Symphyogyna), ferner am Stammscheitel von Salvinia, Azolla etc. treten alternirend nach rechts und links geneigte Wände auf, wodurch zwei Segmentreihen gebildet werden. Die Abbildungen Fig. 12 *A* u. *B* zeigen eine solche »**zweischneidige**« Scheitelzelle mit ihren sich theilenden Segmenten in der Längsschnitts- und in der Oberflächenansicht. Bei den Laubmoosen, den eigentlichen Farnen und den Equisetaceen theilt sich die Scheitelzelle durch schiefe Wände nach drei verschiedenen Richtungen des Raumes, so dass die Scheitelzelle einer **dreiseitigen Pyramide** mit nach oben gekehrter, convexer Grundfläche gleicht. Die Theilungen treten in spiraliger Reihenfolge auf und demgemäss sind auch die successiven Segmente angeordnet. Da die Aussenwand jedes Segmentes ungefähr ein Drittel des ganzen Umfanges der Vegetationsspitze einnimmt, so bilden die Segmente drei nach abwärts verlaufende Reihen. Die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Tochterzellen theilen sich bald weiter

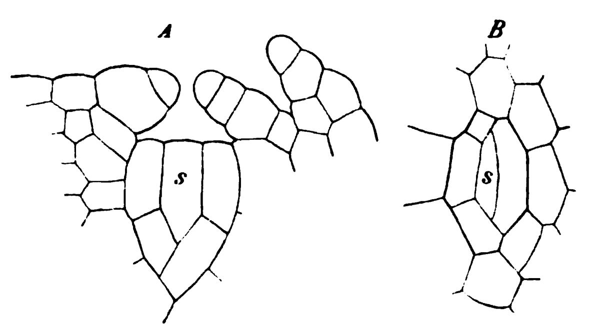


Fig. 12. *A* Stammscheitel von Symphyogyna rhizoloba im Längsschnitt, *s* Scheitelzelle. *B* Scheitelansicht eines jungen Sprossscheitels von Symphyogyna sinuata; nach Leitgeb.

und wie aus der untenstehenden Abbildung Fig. 13 hervorgeht, kommt es bei Equisetum zunächst zur Bildung von Wänden, welche mit den ursprünglichen Segmentwänden parallel laufen. Dann treten radiale Wände auf, welche die Segmente in zwei gleichwerthige Hälften theilen. Die Ermittelung aller späteren Theilungen macht dem Beobachter bereits grosse Schwierigkeiten. — Bei den Wurzeln der Schachtelhalme, Farnkräuter und einiger Monocotylen compliciren sich die Theilungen der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle dadurch, dass dieselbe nicht nur wie beim Sprosse durch schiefe Wände Segmente bildet, welche zum Aufbau des Wurzelkörpers dienen, sondern auch noch Quertheilungen eingeht, durch welche Segmente abgeschnitten werden, die zum Aufbau eines localen Schutz- und Hilfsapparates, der Wurzelhaube, bestimmt sind. Jedes derart abgeschnittene Segment bedeckt kappenförmig die Scheitelzelle und aus den ineinandergeschachtelten Zellkappen besteht eben die Wurzelhaube (Fig. 14). Die Segmentbildung verläuft in der Regel derart, dass nach je drei schiefen Wandungen eine Querwand gebildet wird.

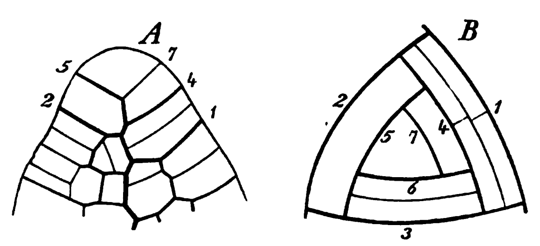


Fig. 13. Stammscheitel von Equisetum, *A* Längsschnitt, *B* Scheitelzelle mit den jüngsten Segmenten von oben; 1—7 die successiven Hauptwände der Segmente. Nach Nägeli und Schwendener. (Nägeli und Schwendener, Mikroskop.)

Eine vierseitig pyramidale Scheitelzelle besitzen die Keimachsen und jungen Wurzelträger gewisser Selaginellen (Selaginella Martensii).

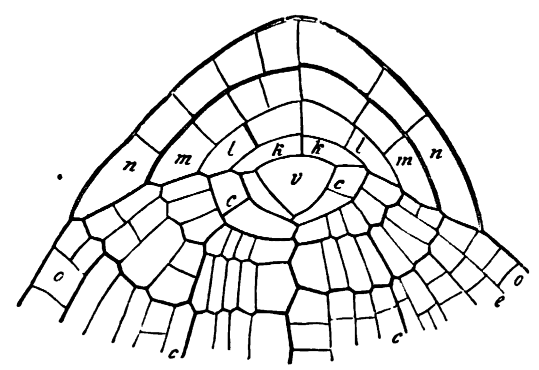


Fig. 14. Längsschnitt durch das Wurzelende von Pteris hastata; *v* Scheitelzelle, *k*—*n* die successiven Kappen der Wurzelhaube, *o*—*o* Protoderm. Nach Nägeli und Leitgeb. (Sachs, Lehrbuch.)

Nicht immer zeigen die Scheitelzellen ein- und derselben Vegetationsspitze eine constante Form. So ist z. B. die Scheitelzelle der Seitensprosse von Selaginella Martensii nach den Untersuchungen Treub's zunächst vierseitig und wandelt sich später in eine dreiseitig pyramidale oder eine zweischneidige Scheitelzelle um. Der Wechsel zwischen den beiden letztgenannten Scheitelzellformen findet an älteren Vegetationsspitzen ohne jede Regelmässigkeit statt; es genügt das Auftreten einer schrägen Segmentwand, um eine zweischneidige in eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle umzuwandeln. So tritt uns schon hier ein Verhalten entgegen, welches an den Vegetationsspitzen der Phanerogamen in noch höherem Maasse zu beobachten ist, dass nämlich ein bestimmter Wachsthumsmodus, mit einer bestimmten Form und Gruppirung der Initialzellen, für eine bestimmte Pflanze, oder auch nur für einen bestimmten Spross, keine constante Erscheinung ist.

C. Vegetationspunkte mit mehreren Scheitelzellen[6]).

Bei der Schwierigkeit dieses Gegenstandes dürfte es sich empfehlen, vor Allem die rein geometrischen Voraussetzungen klar zu legen, welche jede von den in Mehrzahl vorhandenen Scheitelzellen erfüllen muss, um unbestritten als eine solche gelten zu können. Ich folge dabei den Auseinandersetzungen Schwendener's:

»Denken wir uns ein Organ mit mathematisch regelmässiger Oberfläche, z. B. ein Rotationsparaboloid oder einen Cylinder mit halbkugelförmiger Scheitelkuppe, und nehmen wir ferner an, das Scheitelwachsthum bedinge blos ein Vorrücken der Umrisslinie auf der Längsachse, nicht aber eine Formveränderung derselben. Dann werden beliebige fixe Punkte der Oberfläche nach vorn und aussen verschoben, bis sie den Maximalabstand von der Achse erreicht haben, wobei sie die bekannten orthogonalen Trajectorien beschreiben, und dieser Vorgang findet auch in der Anordnung der Zellen und Zellwände einen mehr oder minder deutlichen Ausdruck. Es ist nun einleuchtend, dass alle diejenigen Randzellen, welche in der Richtung der trajectorischen Curven allmählich nach aussen rücken und nach Erreichung des Maximalabstandes von der Achse zu wachsen aufhören, während andere das Spitzenwachsthum des Sprosses fortsetzen, nicht als Scheitelzellen betrachtet werden können. Denn es gehört zum Begriff der Scheitelzellen, dass sie während der ganzen Dauer des Scheitelwachsthums ihren Ort in der Krümmung der Sprossspitze und ihre Theilungsfähigkeit beibehalten.« Es sind nun dreierlei Zellgruppirungen denkbar, welche der vorstehend formulirten Anforderung Genüge leisten:

1) Die Scheitelzellen treten nebeneinander, d. h. in gleicher Höhe auf; sie müssen auf medianen Längsschnitten unmittelbar an die Mittellinie grenzen und in der Horizontalprojection um die Achse oder, was dasselbe ist, um das Centrum der Scheitelkuppe gruppirt sein. Denn anderenfalls könnten sie ihren Ort an der Achse und damit zugleich den Charakter von Scheitelzellen nicht beibehalten. Denken wir uns der Einfachheit halber die Scheitelkuppe als Halbkugel, so wird das von jeder Scheitelzelle abstammende Meristemgewebe einen entsprechenden Kugelstreifen bilden. Wenn blos zwei nebeneinanderliegende Scheitelzellen vorhanden sind, dann wird jeder Kugelstreifen zu einem Kugelquadranten; sind vier Scheitelzellen vorhanden, so kommen natürlich ebenso viele Octanten zu Stande.

2) Die Scheitelzellen treten übereinander, d. h. etagenförmig geschichtet auf; sie liegen auf medianen Längsschnitten in der Mittellinie und nehmen von oben gesehen sich gegenseitig deckend natürlich das Centrum der Scheitelkuppe ein. Die unterste dieser Scheitelzellen bildet einen axilen Meristemstrang, den innersten Kern der Vegetationsspitze, die übrigen Scheitelzellen dagegen erzeugen mantelförmige Meristemschichten, welche den axilen Gewebekörper schalenartig umhüllen. Jede dieser Meristemschalen wächst also mit einer eigenen Scheitelzelle.

3) Die Scheitelzellen treten nebeneinander und übereinander auf, jede Etage besteht also aus mehreren Initialzellen, welche selbstverständlich die sub 1) erwähnte Bedingung erfüllen müssen. Wie sich bei dieser Gruppirung, welche eine Combination der Fälle 1) und 2) ist, die von jeder Initiale abstam-



menden Meristemschichten anordnen, braucht wohl nicht näher auseinandergesetzt zu werden. Nur so viel sei noch erwähnt, dass blos die durch die Etagenanordnung der Scheitelzellen bedingte Sonderung der Meristemschichten häufig auch noch in grösserer Entfernung vom Scheitel deutlich erkennbar ist.

Jede dieser drei Hauptgruppirungen der Scheitelzellen lässt nun mannigfache Variationen zu, welche nunmehr durch Anführung einiger Beispiele erläutert werden sollen.

Den einfachsten Fall des Nebeneinanderliegens der Scheitelzellen hat Strasburger für die Sprossspitze von Selaginella Wallichii beschrieben. Hier treten blos zwei zu einem Doppelkeile verbundene Scheitelzellen auf, welche schmale rechteckige Scheitelflächen besitzen und deren breite dreieckige Seitenflächen senkrecht zur Dorsiventralitätsebene des Stengels orientirt sind. Die Theilungen dieser Scheitelzellen gehen derart vor sich, dass vier Segmentreihen gebildet werden. Die eine Scheitelzelle baut so die rechte, die andere die linke Flanke des dorsiventralen Stengels auf.

Vier um das Centrum der Scheitelkuppe gelagerte Initialzellen hat Schwendener zunächst für die Marattiaceen-Wurzel beschrieben. Man sieht auf dem Längsschnitte je eine Scheitelzelle rechts und links von der Medianlinie liegen. Durch perikline Wände werden von diesen beiden Zellen einerseits Segmente für die Wurzelhaube, andererseits solche für den Wurzelkörper abgeschnitten; ausserdem werden durch entsprechende Längstheilungen auch seitliche Segmente gebildet. Die Descendenten der vier Scheitelzellen ordnen sich in vier Quadranten, welche durch etwas stärkere und durchgehende Wände von einander abgegrenzt sind [7]).

Schwendener giebt auch für die Stammspitze der Coniferen (Laubsprosse von Juniperus communis, Keimpflanzen von Pinus inops, P. Laricio, P. silvestris und Abies alba) vier im Centrum der Scheitelkuppe zusammenstossende Scheitelzellen an. Eine einzige, dreiseitig pyramidale Scheitelzelle, deren constantes Auftreten von Dingler behauptet wurde, scheint nur ausnahmsweise vorhanden zu sein.

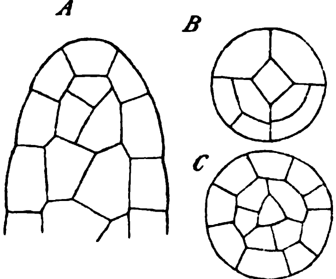


Fig. 15. Scheitelwachsthum eines jungen Gabelastes des Blattes von Ceratophyllum demersum. *A* Längsschnittansicht, *B* Oberflächenansicht, *C* optischer Querschnitt durch einen Gabelast mit der unteren Scheitelzelle.

Wenn wir nun zu der zweiten Art der Gruppirung, zu den übereinander gelagerten Scheitelzellen übergehen, so lässt sich der einfachste hierhergehörige Fall, nämlich das Vorkommen von blos zwei Scheitelzellen, an den Spitzen der Gabeläste des ganz jungen Blattes von Ceratophyllum demersum beobachten (Fig. 15). Meinen Untersuchungen zufolge besitzt die obere dieser beiden Scheitelzellen die Gestalt einer stark abgestutzten 3—4seitigen Pyramide mit convexer Grundfläche. Wenn sie vierseitig ist, so zeigt sie gewöhnlich eine derartige Orientirung, dass von den vier Segmentreihen zwei nach vorne und zwei nach hinten stehen (Fig. 15 *B*). In den Segmentzellen treten blos antikline und niemals perikline Wandungen auf, so dass der aus ihnen entstehende Gewebemantel blos aus einer einzigen Zellschicht besteht: es ist dies jene äusserste Meristemlage,

aus welcher später das Hautgewebe hervorgeht und die deshalb von Hanstein als Dermatogen bezeichnet wurde. — Die unter der oberen Initialzelle gelegene zweite Scheitelzelle ist von 3—4seitig pyramidaler Gestalt und theilt sich in ähnlicher Weise durch schiefe Wände, wie die Scheitelzelle eines Farn- oder Schachtelhalmsprosses (Fig. 15 *A*, *C*). Jedes Segment wird durch eine annähernd radiale Längswand in zwei nicht ganz gleich grosse Tochterzellen getheilt. Die weiteren Theilungsvorgänge führen zur Bildung eines vom »Dermatogen« umhüllten Meristemkörpers, aus welchem alle Dauergewebe des Blattzweiges, mit Ausnahme der Epidermis, hervorgehen.

In der Scheitelregion des ganz jungen Axillarsprosses von Ceratophyllum demersum compliciren sich nach meinen Beobachtungen die Vorgänge des Scheitelwachsthums dadurch, dass hier drei etagenförmig übereinander gelagerte Scheitelzellen vorhanden sind (Fig. 16). Die oberste bildet wie beim Blatte einen einschichtigen Meristemmantel, und ebenso die mittlere. Doch treten später bei zunehmender Erstarkung des Scheitels in diesem zweiten Meristemmantel neben den antiklinen auch perikline Wände auf, so dass die Descendenten der mittleren Scheitelzelle schliesslich mehrere Lagen bilden. Die dritte, unterste Scheitelzelle endlich theilt sich durch schiefe Wandungen und bildet einen axilen Meristemkörper.

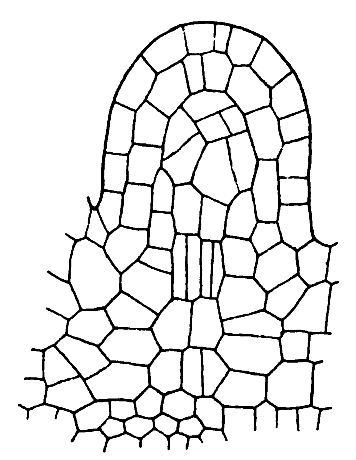


Fig. 16. Axiler Längsschnitt durch einen jungen Axillarspross v. Ceratophyllum demersum.

Was die dritte Art des Aufbaues der Initialgruppe, das Vorkommen von neben- und übereinander befindlichen Scheitelzellen betrifft, so sind zwar die hierher gehörigen Fälle wegen der überaus grossen Schwierigkeit der Untersuchung noch nicht bis in's einzelne Detail der Zelltheilungsvorgänge bekannt, allein es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass dieser Modus des Scheitelwachsthums bei den Angiospermen ein sehr verbreiteter ist[8]).

Uebrigens kann es als sicher angenommen werden, dass bei den Phanerogamen die Art des Scheitelzellwachsthums nicht nur bei einer bestimmten Pflanzenart, sondern sogar bei ein- und demselben Spross verschiedenen Schwankungen unterworfen ist. Die Keimachse verhält sich oft anders als eine später entstandene Seitenachse, und diese wieder kann gleich nach ihrer Entstehung eine andere Gruppirung der Zellen am Scheitel zeigen als später, wenn sie schon älter ist. Derartiges lässt sich, wie oben erwähnt, bisweilen schon bei den Kryptogamen beobachten (Selaginella). Die einander so vielfach widersprechenden Angaben über das Scheitelwachsthum der Phanerogamen sind offenbar grossentheils auf diesen Umstand zurückzuführen.

Im Anschlusse an die vorstehende Darstellung des Scheitelwachsthums mit mehreren Scheitelzellen ist hier noch in Kürze die von Hanstein durchgeführte Gliederung der Vegetationsspitze der Angiospermen zu besprechen[9]). Hanstein nimmt eine strenge Sonderung des Urmeristems in drei Histogene an:

den innersten, axilen Gewebestrang, dessen Zellen meist parallel zur Achse gestreckt sind, nennt er Plerom; dasselbe wird umhüllt von einem Gewebemantel, welcher gewöhnlich aus mehreren regelmässig concentrischen Zelllagen besteht; die Zellen sind von isodiametrischer Gestalt; dies ist das Periblem. Nun folgt noch ein zweiter, äusserer Meristemmantel, aus einer einzigen Zelllage bestehend, welchen wir bereits oben als Dermatogen kennen gelernt haben. Jedes dieser drei gesonderten Histogene besitzt in der Scheitelregion eine oder mehrere Initialzellen; letzteres ist der gewöhnlichere Fall.

An den Sprossscheiteln der Phanerogamen lässt sich nun diese Gliederung des Urmeristems bisweilen deutlich beobachten; ein oft erwähntes Beispiel ist die Vegetationsspitze von Hippuris vulgaris (Fig. 17). Das Dermatogen grenzt sich hier gegen die fünf Zelllagen des Periblems sehr scharf ab. Auch die Grenze zwischen Periblem und Plerom, welches oft nur mit einer einzigen Initiale endigt, ist deutlich ausgesprochen. Auch für andere Fälle trifft die Hanstein'sche Gliederung unzweifelhaft zu.

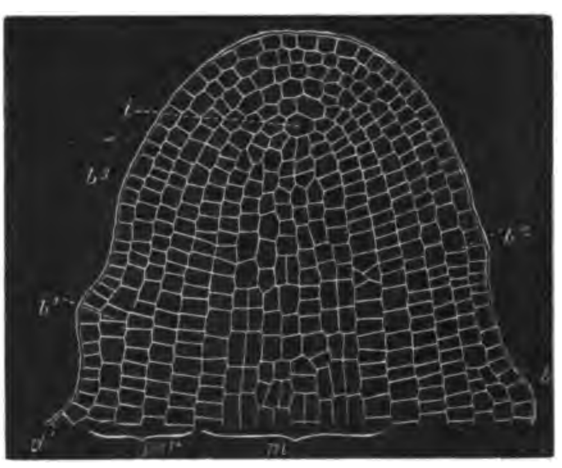


Fig. 17. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt von Hippuris vulgaris; *d* Dermatogen, *per* Periblem, *pl* Plerom, *i* Plerominitiale, b, b_1, b_2, b_3 die successiven Blattanlagen. Nach Warming. (Schenk, Handbuch d. Bot.)

Vom Standpunkte der oben vorgetragenen Schilderung des Scheitelwachsthums mit mehreren Scheitelzellen ist die Hanstein'sche Gliederung der Vegetationsspitze als eine Zusammenfassung verschiedener Einzelfälle des Scheitelwachsthums anzusehen, welche bestimmte Eigenthümlichkeiten gemein haben, und die wir ungezwungen in die oben sub 2) und 3) beschriebenen Arten des Scheitelwachsthums einreihen können. Ein dem Hanstein'schen Schema entsprechender Bau des Urmeristems wird nämlich stets zu Stande kommen: 1) sobald die Scheitelzellen mindestens 3 Etagen bilden, wobei aber jede Etage aus einer oder mehreren nebeneinander gelagerten Scheitelzellen bestehen kann; 2) wenn überdies die Descendenten der obersten Scheitelzelle oder Scheitelzellgruppe blos eine einzige Meristemzelllage herstellen. — Die oben beschriebene Scheitelregion des jungen Axillarsprosses von Ceratophyllum demersum mit ihren drei übereinander befindlichen Scheitelzellen darf deshalb als einfachstes Beispiel der Gliederung des Vegetationspunktes in Plerom, Periblem und Dermatogen gelten.

Eine allgemeine Bedeutung kann natürlich diese Gliederung nicht beanspruchen, denn die Mannigfaltigkeit des Scheitelwachsthums mit mehreren Initialzellen bewegt sich innerhalb viel weiterer Grenzen. Es sind auch seit den Untersuchungen Hanstein's nicht wenige angiosperme Pflanzen bekannt geworden, deren Spross- oder Wurzelvegetationspunkte die Unterscheidung

jener drei Histogene nicht zulassen. Bei Sprossscheiteln kommt es nicht selten vor, dass zwar ein scharf differenzirtes Dermatogen die Scheitelkuppe überzieht, wogegen aber das Plerom und Periblem gemeinschaftliche Initialzellen aufweisen, also keine gesondert wachsenden Histogene sind. An den Wurzelspitzen lässt sich auch oftmals die genetische Zusammengehörigkeit von Dermatogen und Periblem beobachten. In Fig. 18 z. B., welche einen radialen Längsschnitt durch die Wurzel von Eriophorum vaginatum darstellt, sieht man auf das Deutlichste, dass jene beiden Histogene von einer einzigen Scheitelstelle abstammen, in deren Segmenten erst durch perikline Wände die Differenzirung in Periblem und Dermatogen eingeleitet wird.

Eine specielle Betrachtung erfordern zum Schlusse noch die mit mehreren Scheitelzellen wachsenden Wurzel-Vegetationspunkte [10], da dieselben wegen ihrer genetischen Beziehungen zur Wurzelhaube verschiedene Complicationen zeigen.

Wie wir oben gesehen haben, schliesst sich die mit vier nebeneinandergelagerten Scheitelzellen wachsende Marattiaceen-Wurzel hinsichtlich der Haubenbildung unmittelbar an die Wurzeln der echten Farne und der Schachtelhalme an: die Scheitelzellen übernehmen als Nebenfunction auch die Bildung der Wurzelhaube und theilen sich dem entsprechend von Zeit zu Zeit durch perikline Wände. So einfach können aber die Verhältnisse nicht bleiben, wenn über- und nebeneinander befindliche Initialzellen vorhanden sind, — der bei den Phanerogamenwurzeln gewöhnliche Fall. Um über die Mannigfaltigkeit der hierdurch bedingten Beziehungen des Urmeristems zur Wurzelhaube eine klare Orientirung zu gewinnen, ist es nothwendig, sich stets zu vergegenwärtigen, dass die Haube als mechanischer Hilfs- und als Schutzapparat der Wurzelspitze eine im Laufe der phylogenetischen Entwickelung allmählich erworbene Anpassungserscheinung ist. Wir müssen demnach die oben erwähnten Beziehungen des Urmeristems der Wurzeln zur Haubenbildung als etwas zum Scheitelwachsthum der Wurzeln secundär Hinzugekommenes betrachten, und nur von diesem Gesichtspunkte aus gewinnen wir einen einheitlichen Ueberblick über die Mannigfaltigkeit der hierher gehörigen Erscheinungen.

Mit Rücksicht auf die Entwickelungsgeschichte der Haube lassen sich folgende sechs Typen des Baues der Phanerogamen-Wurzelspitzen aufstellen.

1) Die Wurzelhaube entsteht aus einem eigenen Bildungsgewebe, dem Calyptrogen, welches zum eigentlichen Wurzelkörper in keinerlei genetischen Beziehungen steht. Das Urmeristem der Wurzelspitze erscheint demnach von der Haube und ihrem Bildungsgewebe scharf abgegrenzt. Man kann sich die letzteren von der Wurzelspitze vollständig abgehoben denken, ohne dass die beiden getrennten Theile irgendwie verletzt erscheinen würden. Diese genetische Unabhängigkeit der Haube von dem Wurzelkörper lässt sich bei den Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, Cannaceen u. a. beobachten (Fig. 18).

2) Das Bildungsgewebe der Wurzelhaube läuft rückwärts vom Scheitel des Wurzelkörpers in das Protoderm (Dermatogen) desselben aus. Oder mit anderen Worten: die Protodermschicht spaltet sich nach der Spitze der Wurzel hin zunächst in zwei, dann in drei und mehrere Zelllagen, von welchen stets die innerste das Protoderm ergänzt, während die äusseren Lagen als ineinander geschachtelte Kappen zur Wurzelhaube gehören. Von Eriksson wurde dieses Bildungs-



gewebe, seiner genetischen Beziehungen zur Haube und zum Protoderm halber, als »Dermocalyptrogen« bezeichnet. Nach einer anderen Auffassung dagegen ist die Wurzelhaube, soweit es sich um diesen Typus handelt, nichts anderes als das Product einer Protodermwucherung. Es unterliegt keinem Zweifel, dass diese letztere Auffassung, welche bereits von Hanstein vertreten wurde, dem historischen Vorgange der Erwerbung einer Wurzelhaube in höherem Grade Rechnung trägt, als die Annahme eines Dermocalyptrogens. Zu diesem Typus gehört

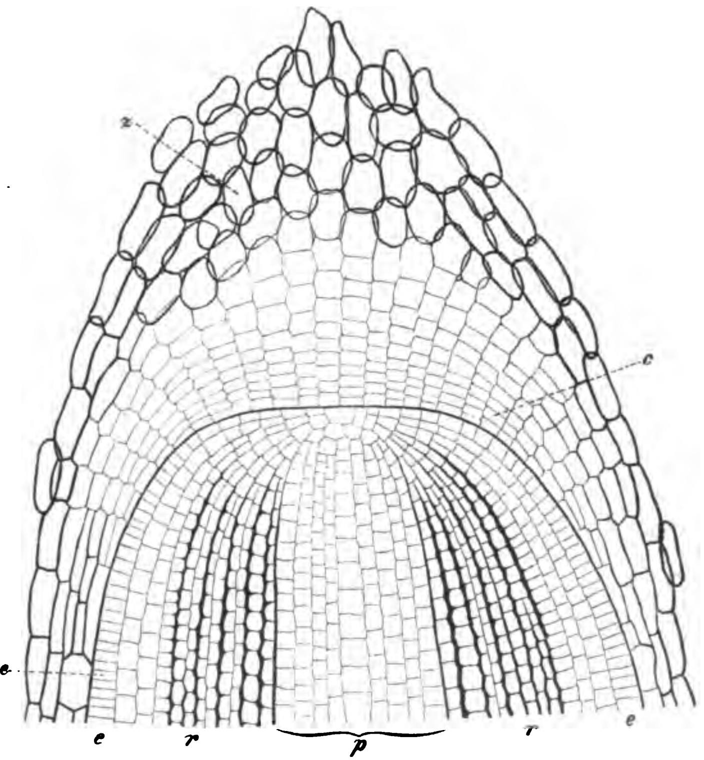


Fig. 18. Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Eriophorum vaginatum. *z* ältere, sich isolirende Zellen der Wurzelhaube, *c* Calyptrogen, *e* Protoderm (Epidermis), *r* Rinde (Periblem). *p* Centralstrang (Plerom); Protoderm und Rinde besitzen eine gemeinschaftliche Initiale.

die Mehrzahl der Dicotylenwurzeln; genauer bekannte Beispiele sind: Helianthus annuus (Fig. 19), Fagopyrum, Brassica, Sinapis, Salix, Linum, Cyclamen, Lysimachia u. a.

3) An der Bildung der Wurzelhaube betheiligen sich ausser dem Protoderm auch noch die angrenzenden Rindenzellschichten. Wenn man daher das ausgebildete Protoderm gegen den Scheitel zu verfolgt, so gelangt man nicht an die Innengrenze der Wurzelhaube, wie im vorigen Falle, sondern mehr oder weniger tief in dieselbe hinein. Zu betonen ist aber, dass blos die äussere Partie der Rinde (des Periblems) zur Bildung der Wurzelhaube beiträgt. Hierher gehören nach Flahault Cercis Siliquastrum, Gymnocladus canadensis, Juglans regia.

4) Der Bildungsheerd der Wurzelhaube ist noch tiefer gelegen, als wie beim vorigen Typus: während nämlich das Protoderm ungetheilt bleibt, ist die ganze Rinde beim Aufbau der Wurzelhaube betheiligt. So bei Acacia, Mimosa, Tamarindus, Caesalpinia, Lupinus. Auch die Gymnospermenwurzeln sind an dieser Stelle zu erwähnen.

5) Die Bildungsgewebe der Haube und des Wurzelkörpers sind zu einer gemeinsamen Initialzone vereinigt, deren Zellreihen sich einerseits in der Wurzelhaube verlieren und andererseits mehr oder weniger tief in den Wurzelkörper eindringen. In den ausgesprochensten Fällen geht aus jenem gemeinschaftlichen Bildungsgewebe ausser der Rinde auch der Centralstrang der Wurzel (Periblem und Plerom) hervor. Das Protoderm, welches bis zu der erwähnten Initialzone reicht, spaltet nach aussen stets neue Zellschichten ab, welche zur Regeneration der Wurzelhaube beitragen (Fig. 20). Hierher gehören die Wurzeln von Pisum, Vicia, Cytisus, Acer, Lavatera, Foeniculum u. A.

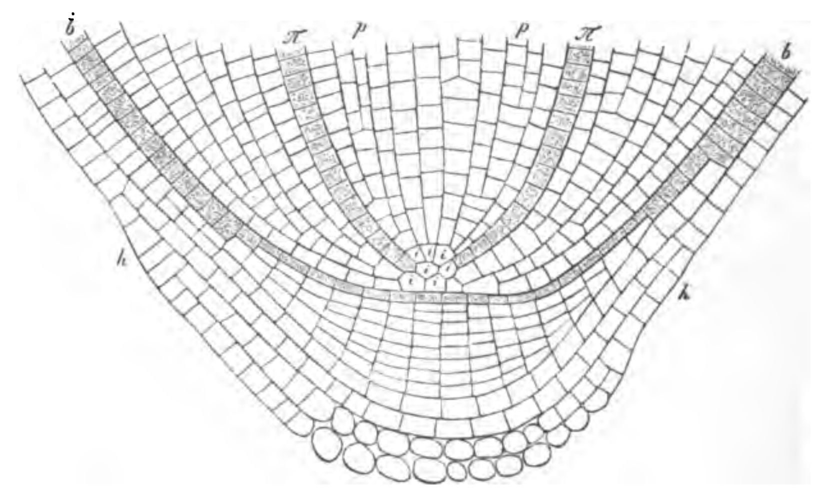


Fig. 19. Längsschnitt durch die Vegetationsspitze der Keimwurzel von Helianthus annuus; *h—h* Wurzelhaube, *b—b* Protoderm, π—π Pericambium, *p—p* Plerom. Nach Reinke. (Sachs, Lehrbuch.)

6) Wie beim vorigen Typus sind auch hier die Bildungsgewebe von Haube und Wurzelkörper zu einem einheitlichen Urmeristem verschmolzen. Der Unterschied liegt im Verhalten des Protoderms, welches, soweit es überhaupt ausgebildet ist, bei dem Aufbau der Wurzelhaube unbetheiligt bleibt. Der 6. Typus schliesst sich daher dem 5. an, wie der 4. dem 3. Hierher gehören nach Treub und Flahault die Liliaceen, Aspidistrieen, Ophiopogoneen u. s. w. Genauer studirte Beispiele sind: Calla palustris, Anthericum ramosum, Allium.

Wenn man diese 6 Bau- und Wachsthumstypen, vom ersten vorläufig abgesehen, der Reihe nach überblickt, so gewinnt man ein anschauliches Bild von den Veränderungen, welche die Wurzelspitze der Phanerogamen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung allmählich erfahren hat, damit das Urmeristem des Scheitels in den Besitz einer schützenden Haube gelange. Im einfachsten Falle wird dieser Zweck durch eine Wucherung in der äussersten Zellschicht, im Protoderm erreicht (2. Typus). Bedeutungsvoller für den Bau

der Wurzelspitze sind dann schon jene Fälle, in welchen die zur Entstehung der Haube führende Gewebewucherung auch die darunterliegenden Rindenschichten erfasst (3. und 4. Typus). Immer tiefer und tiefer dringt dann dieser Process in's Innere des Wurzelkörpers vor; es kommt schliesslich zur Ausbildung einer gemeinschaftlichen Initialzone für Haube und Wurzelkörper, wodurch sich die organische Verbindung und der entwickelungsgeschichtliche Zusammenhang dieser beiden am innigsten gestalten (5. und 6. Typus).

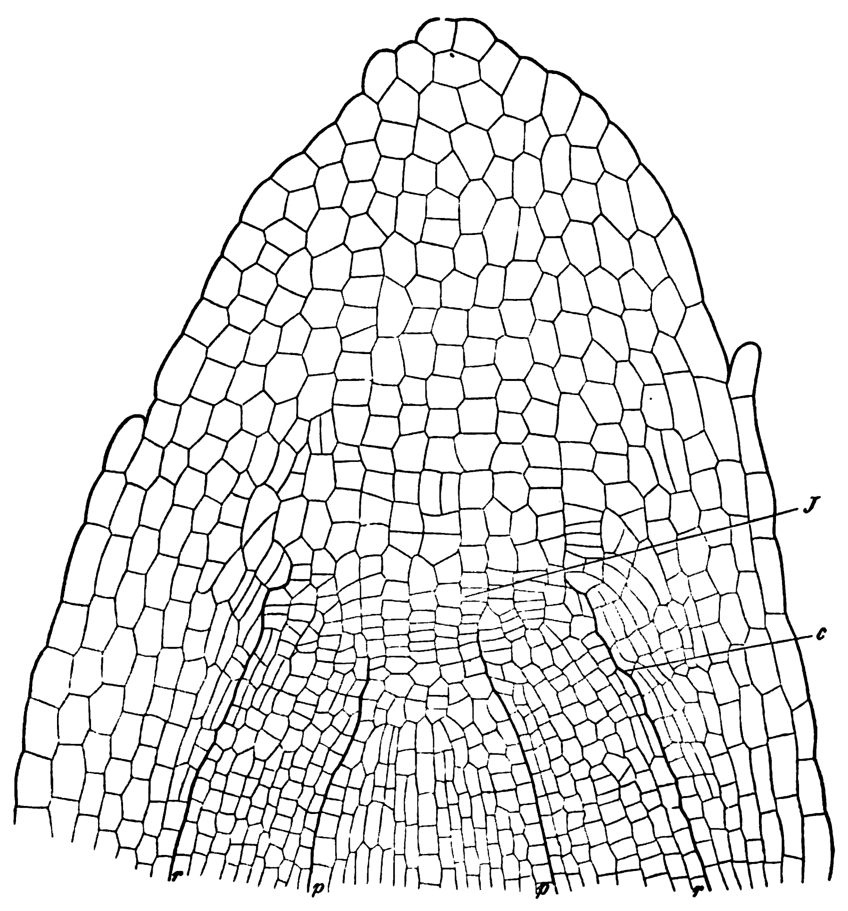


Fig. 20. Längsschnitt durch die Wurzelspitze von Pisum sativum; *J* gemeinsame Meristemzone; *c* ihre protodermale Fortsetzung, *p—p* Centralstrang (Plerom), *r—r* Rinde (Periblem). (De Bary, Vergl. Anatomie.)

Eine gewisse Analogie mit diesen Vorgängen im Urmeristem der Wurzelspitze zeigt, wie wir später sehen werden, die Bildung des Korkgewebes. Auch hier handelt es sich um ein schützendes Gewebe; sein Entstehungsheerd ist im einfachsten Falle in der Epidermis gelegen, sehr oft aber auch in den darunterliegenden Parenchymzellen, oder in noch tiefer gelegenen Zellschichten.

Es erübrigt uns jetzt noch, den 1. Typus, welcher sich durch eine vollständige Unabhängigkeit der Haube vom Wurzelkörper kennzeichnet, etwas

näher zu betrachten. Auf welche Weise ist in diesem Falle die Wurzel in den Besitz einer Haube gekommen? Die Antwort hierauf ertheilt uns die Entwickelungsgeschichte, indem sie auf die Vorgänge bei der Anlegung der Wurzeln zurückgeht. Bereits von Nägeli und Leitgeb wurden in dieser Hinsicht die Wurzelanlagen von Oryza sativa genau untersucht (Fig. 21 *A* und *B*). Es stellte sich heraus, dass in den ersten Entwickelungsstadien die Wurzelhaube aus zwei Zellen der innersten Rindenschicht (der Endodermis) hervorgeht, welche durch das radiale Wachsthum der Wurzelanlage nach aussen geschoben werden; diese Rindenzellen theilen sich zuerst durch radiale und später auch durch tangentiale Wände und bilden sich so zur primären Wurzelhaube um. Dieselbe wird dann später in der Weise ergänzt, dass die Endzelle der mittleren Zellreihe der Wurzelanlage sich verbreitert und durch eine ziemlich nahe der Aussenfläche auftretende Querwand getheilt wird. Die äussere der beiden Tochterzellen wandelt sich nun allmählich durch entsprechende Theilungen und Wachsthumsverschiebungen zur Kappe um, die sich der bereits vorhandenen Wurzelhaube, dieselbe ergänzend, anschliesst. Mit der Bildung dieser einen Kappe scheint die Neubildung der Haube aus dem Wurzelkörper auch abgeschlossen zu sein. Die Regeneration der Wurzelhaube geht von nun an von ihrer innersten Gewebeschicht aus, die sich zum »Calyptrogen« constituirt.

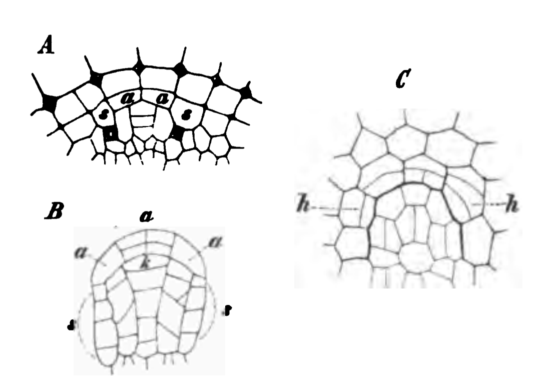


Fig. 21. *A* Querschnitt durch eine Wurzel von Oryza sativa mit der ersten Anlage einer Nebenwurzel; *s*, *a*, *a*, *s* Zellen der innersten Rindenschicht, welche die junge Wurzelanlage umgeben und bedecken; aus den Zellen *a*, *a* geht die primäre Wurzelhaube hervor. *B* Längsschnitt durch eine ältere Wurzelanlage, ohne die umgebenden Rinden- und Cambiumzellen gezeichnet; *s s* Basilarscheide; *a a* primäre Wurzelhaube; *k* die von der Endzelle der mittleren Reihe abgeschnittene primäre Kappenzelle. *C* Längsschnitt durch die Anlage einer Adventivwurzel des Stengels von Elodea canadensis, *h h* die den Wurzelkörper bedeckenden Rindenzellen, durch deren perikline Theilungen die Wurzelhaube entsteht. *A* und *B* nach Nägeli und Leitgeb.

Die entwickelungsgeschichtliche Thatsache, dass die Wurzelhaube wenigstens anfänglich aus zwei ihrer Entstehung nach gänzlich verschiedenen Theilen besteht, ist später von van Tieghem und Douliot für eine ganze Reihe von Familien nachgewiesen worden. Aus der Endodermis, eventuell auch den innersten Rindenzelllagen der Mutterwurzel entwickelt sich jener äussere Haubentheil der Seitenwurzel, welchen van Tieghem »la poche« genannt hat; als »poche digestive« bezeichnet er sie, weil er annimmt, dass sie ein diastatisches Enzym absondert, welches auf das Rindengewebe der Mutterwurzel lösend einwirkt und so der jungen Seitenwurzel den Weg nach aussen bahnt. Der innere Haubentheil der Seitenwurzel, die sich im »Pericykel« (dem Pericambium) entwickelt, wird von der Wurzel selbst gebildet und von van Tieghem als »calyptre« bezeichnet. In den meisten Fällen besteht demnach die Wurzelhaube anfänglich aus der Tasche (poche) und der Calyptra. Später, wenn die Seitenwurzel weiter wächst, wird die Tasche abgestossen und die Haube besteht

nur mehr aus der Calyptra. Bei den Cruciferen, Crassulaceen, vielen Caryophyllaceen, Chenopodiaceen, den Farnen etc. ist von allem Anfang an blos die Calyptra vorhanden. Bei verschiedenen Wasserpflanzen dagegen, z. B. den Hydrocharideen, bei Lemna, Pontederia, Pistia, ist am Aufbau der Wurzelhaube ausschliesslich die Tasche betheiligt, der Wurzelkörper bildet auch später keine Calyptra.

III. Die primären Meristeme.

In grösserer oder geringerer Entfernung vom Scheitel differenzirt sich das einheitliche Urmeristem bei allen höher entwickelten Pflanzen in mehrere distincte Bildungsgewebe. Dieselben kennzeichnen zunächst blos den topographischen Unterschied zwischen Haut- und Binnengewebe, ferner den anatomischen Gegensatz von Stranggewebe und Grundparenchym; hinsichtlich der Function der aus ihnen hervorgehenden Dauergewebe geben sie aber so gut wie gar keinen Aufschluss.

Diese primären Bildungsgewebe oder Meristeme sind in ihrer Entstehung und Anordnung an keine bestimmte Art des Scheitelwachsthums gebunden. Wir können sie deshalb ebenso gut in Vegetationsspitzen mit blos einer Scheitelzelle beobachten, wie in solchen mit mehreren Initialzellen, sobald nur der anatomische Bau des ausgebildeten Organs die oben erwähnten histologischen Hauptunterschiede erkennen lässt. Die nachstehende, von mir vorgeschlagene Eintheilung der primären Bildungsgewebe ist aus diesem Grunde von den Stämmchen der Laubmoose an bis zu den Sprossen der Dicotylen gleichmässig durchführbar. Sie gilt ferner nicht blos für Stengelorgane; auch die Blätter und Wurzeln fallen ohne jegliche Einschränkung in ihren Bereich. — Fast immer lassen sich drei verschiedenartige primäre Bildungsgewebe unterscheiden[11]); dieselben sind:

1. Das Protoderm. Aus der peripherischen Meristemzelllage bestehend stellt dieses Bildungsgewebe das primärste Hautgewebe des jugendlichen Organs vor, ohne aber auch in anatomisch-physiologischer Hinsicht den Charakter eines Hautgewebes zu besitzen (Fig. 22, *p*). Selbst in späteren Entwickelungsstadien erlangt es diesen Charakter durchaus nicht in allen Fällen, da ausser der Epidermis auch die wichtigsten Absorptionsgewebe aus dem Protoderm hervorgehen, und zuweilen auch mechanisches und Assimilationsgewebe denselben Ursprung zeigt.

Die entwickelungsgeschichtlichen Beziehungen des Protoderms zur Scheitelregion sind je nach dem Bau dieser letzteren verschieden. Wenn der Scheitel mit blos einer Scheitelzelle wächst oder mit mehreren nebeneinander befindlichen Initialzellen, dann werden früher oder später die Protodermzellen durch perikline Wände von den Segmenten der Scheitelzelle abgeschnitten. Sehr frühzeitig erfolgt auf diese Weise die Differenzirung des Protoderms in den Wurzelspitzen der Farne: nach dem Auftreten der Sextantenwände in den zum Wurzelkörper gehörigen Segmenten der Scheitelzelle wird jeder Sextant durch eine perikline Wand in eine innere und äussere Zelle getheilt; diese letztere theilt sich abermals durch eine perikline Wandung in zwei Zellen, von welchen

die äussere bereits die Protodermzelle vorstellt. Viel später dagegen differenzirt sich das Protoderm in der Stammspitze der Equisetum-Arten. Hier gehen der Bildung dieses Meristems zahlreiche radiale, perikline und antikline Theilungen der Segmente voraus. Wenn die Vegetationsspitze mehrere etagenförmig übereinandergelagerte Scheitelzellen aufweist, so ist es, wie wir bereits oben gesehen haben, ein ungemein häufig vorkommender Fall, dass die von der obersten Scheitelzelle oder Scheitelzellgruppe abstammende Meristemlage einschichtig bleibt und so das Protoderm vorstellt. In diesem speciellen Falle deckt sich also der Begriff des Protoderms mit dem des Dermatogens: es bildet ein selbständiges Histogen. — Im Uebrigen brauche ich kaum ausdrücklich zu

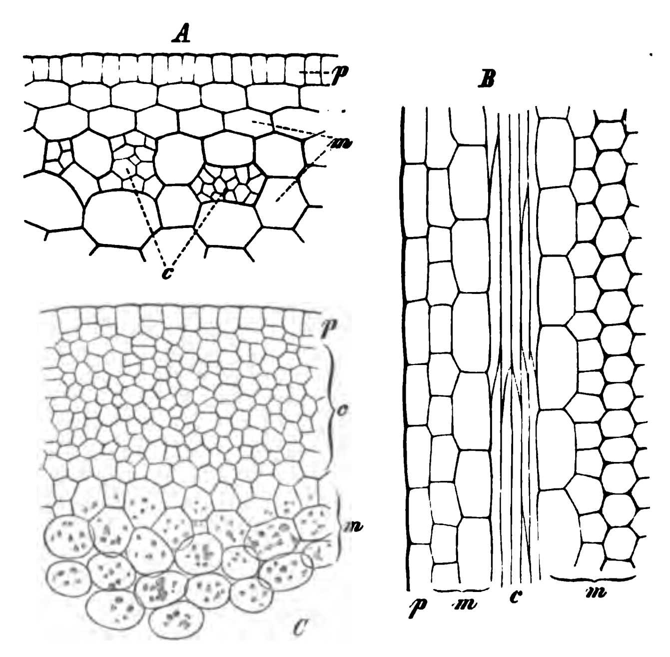


Fig. 22. Die primären Meristeme. *A* Theil eines Querschnittes durch ein sehr junges Blatt von Pandanus utilis (Blattoberseite). *B* Theil eines radialen Längsschnittes durch dasselbe Blatt. V. 400. *C* Theil eines Querschnittes durch den jungen Blattstiel von Asplenium foecundum. V. 125. In sämmtlichen Figuren bedeutet *p* das Protoderm (dessen Zellen sich in *C* tangential theilen), *c* das Procambium, *m* das Grundmeristem (welches in *C* bereits zu chlorophyllführendem Parenchym wird).

betonen, dass der Begriff des Protoderms viel weiter ist, als der des Hanstein'schen Dermatogens; der erstere wurde von mir ohne Rücksicht auf den Bau der Scheitelregion aufgestellt; der letztere dagegen hat eine ganz bestimmte Gliederung des Scheitels zur Voraussetzung. Allerdings hat man vielfach den Ausdruck »Dermatogen« auch im übertragenen Sinne angewendet und z. B. von einem Dermatogen des Farn- oder Equisetumscheitels gesprochen; allein im Interesse einer präcisen Terminologie erscheint es erwünscht, den Ausdruck Dermatogen blos im Sinne Hanstein's zu gebrauchen.

Das Protoderm erscheint als äusserste Meristemzelllage von den inneren Bildungsgeweben bald mehr bald weniger scharf abgegrenzt. Je später es sich differenzirt, desto undeutlicher wird in Folge der wechselnden Höhe seiner Zellen

diese Grenze; wenn es sich aber als »Dermatogen« bis über den Scheitel erstreckt, so erscheinen gewöhnlich seine inneren (periklinen) Zellwände auf Quer- und Längsschnitten als eine sehr regelmässige Zickzacklinie.

In den meisten Fällen beschränken sich die Zelltheilungen im Protoderm auf die Einschaltung radialer (antikliner) Wandungen. Seltener theilen sich die Zellen dieses Bildungsgewebes auch in tangentialer (perikliner) Richtung, so dass ein mehrschichtiges Gewebe zu Stande kommt. Im letzteren Falle handelt es sich fast immer um die Herstellung noch anderer als blos epidermaler Gewebe.

2. Das **Procambium** ist ein Bildungsgewebe, welches aus englumigen prosenchymatischen Meristemzellen besteht (Fig. 22*c*). Aus ihm geht die Hauptmasse der Stranggewebe hervor, welche in den ausgebildeten Organen der Pflanze zu beobachten sind: die Skeletstränge und die Gefässbündel. Allein so wie das Protoderm nicht immer blos zu Hautgewebe wird, so entwickeln sich aus dem Procambium nicht immer blos strangförmige Dauergewebe. Nach entsprechenden Zelltheilungen kann sich dasselbe zuweilen auch zu parenchymatischen Gewebearten ausbilden, so z. B. zu Assimilationsgewebe.

Die Anordnung der Procambiummassen auf dem Querschnitte des jugendlichen Organs entspricht natürlich der Anordnung, welche die ausgebildeten Stranggewebe zeigen. Demgemäss tritt das Procambium häufig in isolirten Längsbündeln auf, wie z. B. in den Vegetationsspitzen so vieler Monocotylen, oder es stellt einen einzigen centralen Strang vor, wie in den meisten Wurzelspitzen, oder es bildet endlich einen Hohlcylinder, neben welchem auch noch isolirte Bündel in verschiedener Anordnung vorkommen.

Das Procambium entwickelt sich aus den Zellen des Urmeristems auf die Weise, dass in entsprechenden Längsreihen von meristematischen Mutterzellen nur mehr verschieden orientirte Längswände auftreten. So entstehen zunächst kleine prismatische Zellen mit typischen Querwänden. Sehr bald nehmen aber in Folge specifischer Wachsthumsvorgänge die Querwände eine schiefe Stellung an und die Zellenden erscheinen dachförmig oder pfriemenartig zugeschärft, wie dies für Prosenchymgewebe charakteristisch ist. — Die Längstheilung der Mutterzellen eines Procambiumstranges erfolgt in der Regel um so früher, d. h. um so näher dem Scheitel, je grösser der Querschnitt des ausgebildeten Stranges ist; kleinere Procambiumbündel werden derart oft beträchtlich später angelegt als grosse. — Hat sich das Procambium in der besprochenen Weise aus dem Urmeristem herausdifferenzirt, so dauern die Längstheilungen in demselben noch eine Zeitlang fort; Quertheilungen sind viel seltener und jedenfalls nicht typisch. Dagegen erfolgen in den benachbarten Zellen des Grundmeristems die Theilungen gleichmässig nach allen Richtungen des Raumes, so dass die Procambiumzellen sehr bald bedeutend länger sind, als die benachbarten Zellen des Grundmeristems. An dem Zustandekommen dieses beträchtlichen Längenunterschiedes sind höchst wahrscheinlich die Procambiumzellen auch activ, durch selbständiges Spitzenwachsthum, betheiligt.

Unter den primären Meristemen verharrt das Procambium gewöhnlich am längsten im Zustande eines Bildungsgewebes. In zahlreichen, zu Gefässbündeln werdenden Procambiumsträngen der Gymnospermen und Dicotylen werden gewisse Partien derselben überhaupt niemals zu Dauergewebe. Der meristematisch verbleibende Theil des Procambiums bildet einen das Bündel quer durch-

setzenden Längsstreifen, welcher die beiden Haupttheile des stoffleitenden Gewebestranges, das Leptom und das Hadrom, von einander scheidet. Dies sind die sogenannten Cambiumstreifen der Gefässbündel. Die Procambiumzellen, welche auf dem Querschnitte der primordialen Bündel regellos angeordnet sind, treten später in Reihen auf (Reihencambium); dieselben sind parallel zur Symmetrieebene des Bündels gelagert und ermöglichen so einen regelmässigen Zuwachs des Leptoms und Hadroms. In welcher Weise sich später diese einzelnen Cambiumstreifen zum geschlossenen Verdickungsringe ergänzen und zum Dickenwachsthum des Stammes beitragen, soll im XII. Abschnitte ausführlich erörtert werden. Hier möge nur noch die Bemerkung Platz finden, dass man die mit einem dauernden Cambiumstreifen versehenen Gefässbündel der Gymnospermen und Dicotylen vielfach als offene Bündel bezeichnet hat, im Gegensatz zu den geschlossenen, d. i. cambiumlosen Bündeln der Farne und der Monocotylen.

So mannigfaltig auch die Dauergewebe sind, welche aus dem Procambium hervorgehen können, so repräsentirt doch dasselbe ursprünglich ein ganz einheitliches Bildungsgewebe. Es liegt gar kein Grund vor, nach der Verschiedenheit der beiden Strangsysteme auch zweierlei Cambien zu unterscheiden; eines, welches die Gefässbündel, und ein anderes, welches die Skeletstränge bilden würde. Eine solche Unterscheidung hätte noch allenfalls etwas für sich, wenn ein bestimmtes Procambiumbündel entweder blos zu einem Skeletstrange oder zu einem Gefässbündel werden könnte. Dies ist aber, wie später noch ausführlicher gezeigt werden soll, nicht der Fall. Die Stränge des mechanischen und des Leitungssystems sind häufig vereintläufig und bilden grössere oder kleinere Doppelstränge, welche als Fibrovasalstränge bezeichnet werden; jeder derselben entwickelt sich aus einem einzigen Procambiumbündel von histologisch durchaus gleichartiger Beschaffenheit seiner Elemente. In welchem Maasse und wie lange aber die einzelne Procambiumzelle die Fähigkeit besitzt, sich zu verschiedenen Dauergewebselementen, zu einer Stereide, einem Gefäss- oder Siebröhrengliede, einer Tracheide, einer Cambiformzelle etc. auszugestalten, das kommt hier nicht in Betracht.

Was schliesslich die Abgrenzung des Procambiums von den umgebenden Meristemgeweben betrifft, so ist dieselbe gewöhnlich eine sehr scharfe. Auf Querschnitten fällt sofort die Englumigkeit, auf Längsschnitten ausserdem noch die prosenchymatische Gestalt der Procambiumzellen auf.

3. Das Grundmeristem ist jenes primäre Bildungsgewebe, welches nach Anlage sämmtlicher aus dem Urmeristem hervorgehenden Procambiummassen und des Protoderms noch übrig bleibt (Fig. 22 *m*). Es ist im Gegensatze zum Procambium ein parenchymatisches und verhältnissmässig grosszelliges Meristem mit meist deutlich wahrnehmbaren, lufterfüllten Intercellularräumen. Hierdurch unterscheidet es sich ziemlich auffällig vom Urmeristem, dessen Zellen gewöhnlich noch in lückenlosem Verbande stehen. Auch das Protoderm und Procambium sind im Gegensatze zum Grundmeristem interstitienlos.

Vom Grundmeristem leitet sich die Hauptmasse der parenchymatischen Dauergewebe ab, die man, blos anatomisch betrachtet, als »Grundparenchym« den Stranggeweben gegenüber stellen kann: das Assimilationssystem, ein Theil des Leitparenchyms, das Markgewebe etc. So wie aber das Procambium ausnahmsweise auch Parenchymgewebe bilden kann, so kann umgekehrt das

Grundmeristem bisweilen auch Stranggewebe erzeugen. Ein interessantes Beispiel liefert uns in dieser Hinsicht der Blüthenschaft der meisten Alliumarten, dessen mechanischer Hohlcylinder, wie ich gezeigt habe, aus dem Grundmeristem hervorgeht.

IV. Die Folgemeristeme.

In typischer Weise entstehen die secundären oder sogenannten Folgemeristeme aus lebenden Dauergeweben, welche bereits eine Zeitlang in ihrer specifischen Weise functionirt haben. Durch das jeweilige Folgemeristem wird natürlich die Entstehung eines neuen Dauergewebes, oder eines ganzen Systems von Dauergeweben vermittelt, dessen physiologische Functionen in den meisten Fällen von den Leistungen des ursprünglichen Dauergewebes ganz verschieden sind. Die Folgemeristeme können demnach als die Vermittler eines ausgesprochenen Functionswechsels betrachtet werden.

Unter allen Dauergeweben eignen sich begreiflicherweise die verschiedenen Arten des dünnwandigen Parenchyms am meisten zur Bildung von secundären Meristemen. Dieselben zeigen eben in ihrem ganzen anatomischen Verhalten die verhältnissmässig geringsten Abweichungen von der Beschaffenheit des primären Bildungsgewebes, aus dem sie hervorgegangen. Die meisten Folgemeristeme sind thatsächlich parenchymatischen Ursprungs.

Von den normalen histologischen Neubildungen gehen blos die bei der Korkbildung und theilweise auch die beim Dickenwachsthum entstehenden Gewebe aus Folgemeristemen hervor. Diese secundären Bildungsgewebe sind das Phellogen und die Interfascicularstreifen des Verdickungsringes; in späteren Abschnitten werden dieselben noch ausführlicher zu besprechen sein. Bei der adventiven Neubildung ganzer Organe kann unter Umständen sogar das Urmeristem derselben seiner Entstehung nach ein Folgemeristem vorstellen. So ist es eine sehr häufig zu beobachtende Erscheinung, dass sich an bereits weit differenzirten Laubblättern Adventivsprosse bilden. Bei verschiedenen Farnen (z. B. Asplenium bulbiferum, viviparum, Belangeri, Diplazium celtidifolium, Ceratopteris thalictroides u. a.) entstehen solche Adventivknospen bald auf der Ober-, bald auf der Unterseite der Wedel, zumeist in den Winkeln zwischen den Fiederstielen und der Hauptrippe. Von Heinricher[12]) wurde die Entstehung dieser Adventivknospen genauer untersucht und dabei die interessante Thatsache constatirt, dass die Knospen aus einer einzigen Oberflächenzelle des Mutterorgans hervorgehen, in der eine dreiseitige Scheitelzelle gebildet wird. Diese Scheitelzelle ist der Anfang des adventiven Sprossscheitels.

Am Schlusse dieser kurzen Erörterungen ist noch auf einen nicht unwichtigen Punkt aufmerksam zu machen: die Grenze zwischen primären und secundären Meristemen ist keineswegs eine so scharfe, wie es nach der oben mitgetheilten Definition der typischen Folgemeristeme scheinen könnte. Es giebt vielmehr in dieser Hinsicht alle Uebergänge, d. h. ein primäres Bildungsgewebe kann in allen Stadien seiner Umwandlung zu Dauergewebe in ein secundäres Meristem übergehen. Die Entstehung des Procambiums und des Cambiums liefert hierfür lehrreiche Beispiele. Wie von

mir gezeigt wurde, gehen die peripheren Baststränge in den Blättern und Halmen verschiedener Cyperaceen aus protodermalen Procambiumbündeln hervor: einzelne Zellenzüge des Protoderms werden zu den Mutterzellreihen des Procambiums. Hier schliesst sich also ein secundäres Bildungsgewebe so unmittelbar an ein primäres an, dass es geradezu gezwungen erscheint, die in Rede stehenden Procambiumbündel zu den secundären Bildungsgeweben zu rechnen. — Gerade während des Ueberganges vom Meristem zum Dauergewebe erfolgt die Anlegung jener Procambiumbündel, welche im Schafte von Papyrus antiquorum zu den zahlreichen kleinen Anastomosen werden, welche die längsverlaufenden Gefässbündel seitlich verkoppeln. Die Entstehung dieser Procambiumbündel erfolgt in einem parenchymatischen Muttergewebe, welches man einerseits nach der Beschaffenheit seiner Elemente noch als Grundmeristem auffassen könnte, in welchem aber andererseits schon die grossen Luftcanäle ausgebildet sind, welche das ausgebildete Grundparenchym des Schaftes kennzeichnen. — Bei der Entstehung des Verdickungsringes mancher Dicotylen endlich gehen die zwischen den primären Gefässbündeln gelegenen Cambiumstreifen als typisches Folgemeristem aus wirklichem Dauergewebe hervor.

Anmerkungen.

1) Vgl. Jul. Sachs, Physiologische Notizen, VII. Ueber Wachsthumsperioden und Bildungsreize, Flora 77. Bd. 1893.

2) G. Krabbe, Das gleitende Wachsthum bei der Gewebebildung der Gefässpflanzen Berlin 1886.

3) C. Nägeli, Die neueren Algensysteme, Zürich 1847; Derselbe, Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik, I. Heft. 1858.

4) Vgl. Nägeli und Schwendener, Das Mikroskop, II. Aufl., 1877, p. 554—568.

5) Aus der reichhaltigen Litteratur über Scheitelwachsthum mit einer Scheitelzelle seien ausser den Arbeiten Nägeli's noch hervorgehoben: C. Cramer, Längenwachsthum und Gewebebildung bei Equisetum arvense und silvaticum, Pflanzenphys. Untersuch. v. Nägeli u. Cramer, III. H. 1855; Pringsheim, Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wissenschaftliche Botanik, III. Bd. 1863; J. Hanstein, Befruchtung und Entwickelung der Gattung Marsilia, ebenda, IV. Bd. 1865; Geyler, Zur Kenntniss der Sphacelarien, ebenda, IV. Bd. 1865; M. Reess, Entwickelungsgeschichte der Stammspitze von Equisetum, ebenda, VI. Bd. 1867; Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Beiträge zur wissensch. Bot. herausgeg. v. Nägeli, 4. H. 1867; H. Leitgeb, Wachsthum des Stämmchens von Fontinalis antipyretica, Sitzungsber. der Wiener Akad., B. 57, 1868; Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, Heft 1—6, 1874—1881; Russow, Vergleichende Untersuchungen etc.; Petersburg, 1872; Pfeffer, die Entwickelung des Keimes der Gattung Selaginella, in Hanstein's bot. Abhandl. I. Bd. 1871; M. Treub, Recherches sur les organes de la végétation du Selaginella Martensii, Musée bot. de Leide, T. II. 1877.

Der im Text gegebenen Darstellung des Scheitelzellwachsthums ist im Wesentlichen die von Nägeli begründete Auffassung der Scheitelzelle zu Grunde gelegt, nach welcher eine Zelle dann als Scheitelzelle zu betrachten ist, wenn sich aus ihr das gesammte Gewebe einer Sprossung genetisch ableiten lässt. Diese Definition geht von der Individualität der Scheitelzelle aus, welche sie naturgemäss in den Vordergrund stellt.

Zu einer wesentlich abweichenden Auffassung der Scheitelzelle und des Scheitelzellwachsthums ist Sachs gelangt, auf dessen Ausführungen hier näher einzugehen ist. (Ueber die

Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen, Arbeiten d. bot. Institutes in Würzburg, II. B. 1. Heft, 1878.) Eine sehr klare Darstellung seiner Ansichten über die »Beziehungen zwischen Wachsthum und Zelltheilung im embryonalen Gewebe« hat Sachs in seinen »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie« II. Aufl. p. 426—459 gegeben.

Nach Sachs werden die Zelltheilungen in dem embryonalen Gewebe der Vegetationsspitze vollständig von der Form und dem Wachsthum des ganzen embryonalen Gewebes beherrscht. »Die Richtung einer jeden neu auftretenden Theilungswand ist durch diese Momente im Voraus bestimmt.« Das Band nun, durch welches die primären Erscheinungen des Wachsthums und der Umrissform der Organe mit den secundären Erscheinungen der Zelltheilungen causal verknüpft werden, ist nach Sachs das »Princip der rechtwinkligen Schneidung der Wände des Urmeristems«. Nach diesem Principe, welches eine aus zahlreichen Beobachtungsthatsachen abstrahirte Regel ist, wird die embryonale Substanz der Vegetationspunkte durch Zellwände gekammert und gefächert. Diese letzteren vereinigen sich dementsprechend zu mehreren Curvensystemen, die sich rechtwinklig schneiden und so die charakteristischen Zellnetze der Vegetationspunkte zur Folge haben. So lassen sich beispielsweise an dem Längsschnitte eines kegelförmigen Vegetationspunktes zwei solche Curvensysteme unterscheiden. Unter der Voraussetzung, dass der Umriss des Vegetationskegels die Form einer Parabel habe, wie dies auch häufig nahezu eintrifft, lässt sich das eine Curvensystem — zunächst allerdings auf rein willkürliche Weise — als eine Schaar von confocalen Parabeln auffassen, welche also gleichsinnig mit der Umrisslinie verlaufen: dies ist das System der Periklinen (Fig. 23 p—P). Das zweite Curvensystem wird sich zu dem ebengenannten, welches es rechtwinklig schneidet, wie ein System von orthogonalen Trajectorien verhalten; es besteht mithin gleichfalls aus einer Schaar von confocalen Parabeln, welche Brennpunkt und Axe mit den Periklinen gemeinschaftlich haben, aber in der entgegengesetzten Richtung verlaufen: es ist dies das System der Antiklinen (Fig. 23 a—A). Vergleicht man nun mit diesem von Sachs willkürlich construirten Schema die medianen Längsschnitte durch die Vegetationsspitzen von Sprossen und Wurzeln der verschiedenartigsten phanerogamen Pflanzen, deren Scheitelwachsthum nicht blos mittelst einer einzigen Scheitelzelle von statten geht, so ist man überrascht von der weitgehenden Uebereinstimmung der theoretischen Construction mit den von der Natur gegebenen Zellwandnetzen. Es beweist diese Uebereinstimmung zugleich, dass die von Sachs namhaft gemachten Momente, nämlich Form und Wachsthum des Gesammtorgans unter Vermittelung des Principes der rechtwinkligen Schneidung der Zellwände, in der Pflanze thatsächlich eine wichtige Rolle spielen, wenn damit auch noch nicht gesagt ist, dass sie allein es sind, von denen der innere Bau der Vegetationspunkte beherrscht wird.

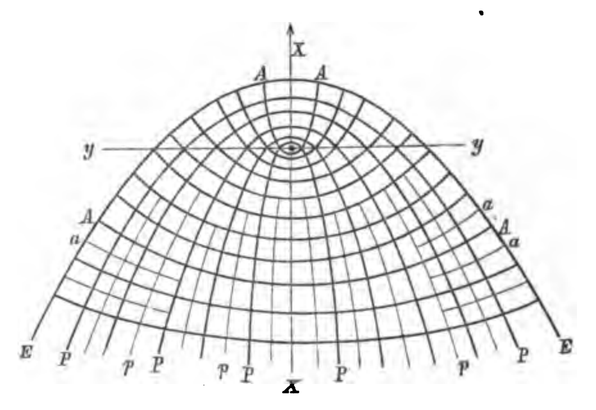


Fig. 23. Vgl. den Text. Nach Sachs. (Sachs, Vorlesungen.)

(Wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, sucht Sachs in der rechtwinkligen Schneidung der Zellwände die Ursache des Zustandekommens von orthogonalen Trajectorien im Zellwandnetze der Vegetationsspitze. Dem gegenüber hat nun Schwendener in seiner Abhandlung »Ueber die durch Wachsthum bedingte Verschiebung kleinster Theilchen in trajectorischen Curven« (Monatsber. der Berliner Akademie 1880) gezeigt, dass die trajectorische Reihenbildung von mechanischen Principien beherrscht wird und eine nothwendige Folge der gesetzmässigen Verschiebungen bildet, welche die kleinsten Raumtheilchen, in diesem Falle die Zellen, durch das Wachsthum des ganzen Organs erfahren. Das Princip der rechtwinkligen Schneidung begünstigt allerdings und ermöglicht eventuell die in Rede stehende Anordnung der Zellwandcurven, allein sie ist nicht das ursächliche Moment. Dies geht u. a. auch

daraus hervor, dass auch dann, wenn die ursprünglichen wie die neu auftretenden Wände schief zur herrschenden Wachsthumsrichtung gestellt sind, nichtsdestoweniger die trajectorische Reihenbildung deutlich zu Stande kommt. Die Zelltheilungen sind überhaupt eine Erscheinung für sich, denn auch an Stärkekörnern, verdickten Zellwänden etc. lassen sich durch das Wachsthum bedingte trajectorische Curven beobachten.)

Nach der von Sachs vertretenen Auffassung bedeutet also das embryonale Gesammtorgan Alles, das einzelne Zellenindividuum dagegen Nichts. Diese Consequenz müssen wir uns vor Augen halten, um zum Verständnisse jener Auffassung zu gelangen, welche sich Sachs über den Bau des mit einer einzigen Scheitelzelle wachsenden Vegetationskegels gebildet hat.

Auch das Zellnetz, welches der mediane Längsschnitt durch das wachsende Sprossende eines Farnkrauts oder Schachtelhalmes darbietet, stimmt mit jenem oben beschriebenen Schema überein. Wir finden hier gleichfalls jene beiden sich rechtwinklig schneidenden Curvensysteme der Periklinen und Antiklinen (Fig. 24 *A—P*), nur mit dem Unterschiede, dass diese Curven gegen den Scheitel zu nicht vollständig ausgezogen sind. Die Periklinen, welche nach dem obigen Schema unterhalb des Scheitels um den Focus continuirlich herumlaufen, hören bei dem Vorhandensein einer einzigen Scheitelzelle sämmtlich in einiger Entfernung vom Scheitel auf und die obersten, am schärfsten gekrümmten Antiklinen jenes Schemas fehlen vollständig. Endlich haben sich in der Scheitelregion, was an jenem Schema allerdings nicht darstellbar ist, noch keine radialen Längswände gebildet. Nach dieser Auffassung zeigen sich also in der obersten Scheitelregion der mit einer einzigen Scheitelzelle wachsenden Vegetationspunkte mehrere Lücken im Constructionssystem der Zellwandcurven, welche der Scheitelzelle und ihren Segmenten entsprechen. Die oberste und auffallendste dieser Lücken ist die Scheitelzelle selbst. Mit dem fortschreitenden Wachsthum der Vegetationsspitze schreitet auch die allmähliche Ergänzung der unausgezogenen Periklinen und Antiklinen fort und dieser Vorgang der Vervollständigung des Zellhautnetzes ist es, welchen man bisher als den regelmässigen Theilungsprocess der Scheitelzelle und ihrer Segmente beschrieben hat. Wie leicht einzusehen, ist diese ganze Auffassung auch auf jene Vegetationsspitzen übertragbar, deren Scheitelzellen sich durch Querwände segmentiren.

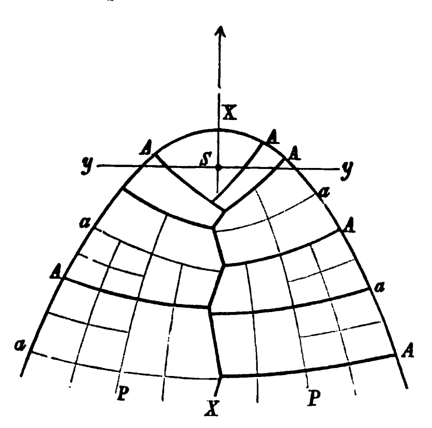


Fig. 24. Vgl. den Text. Nach Sachs. (Sachs, Vorlesungen.)

Durch die eben erwähnte rein negative Charakteristik der Scheitelzelle wird die Bedeutung und Individualität derselben natürlich auf Null herabgedrückt. Die Scheitelzelle leistet als besonderes Zellenindividuum für den Aufbau des Urmeristems gar nichts. Sie spielt keine active, sondern nur eine passive Rolle: sie hat sich blos allmählich fächern zu lassen.

So geistreich und ansprechend nun diese ganze Auffassung ist, so muss sie doch andererseits auch als einseitig bezeichnet werden. Wenn man in der Scheitelzelle nichts anderes sieht, als blos eine Lücke im Constructionssystem der Zellwandcurven, so übersieht man vollständig alle Momente, welche in sehr deutlicher Weise für die ausgesprochene Individualität der Scheitelzelle, für ihre active Betheiligung an den Vorgängen in der Scheitelregion sprechen.

Die Einwände, welche sich gegen die von Sachs verfochtene Auffassung der Scheitelzelle als einer blossen Lücke im Zellwandnetze erheben lassen, sind im Wesentlichen die folgenden:

Vor Allem ist hervorzuheben, dass die von Sachs u. A. in Abrede gestellte Persistenz der Scheitelzelle bei einer unbefangenen Würdigung der Sachlage und Beiseitelassung aller unzutreffenden Vergleiche nicht hinwegzuleugnen ist. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die obige Auseinandersetzung (S. 69).

Nicht weniger bedeutsam ist der von Leitgeb vorgebrachte Einwand, dass die Scheitelzelle nicht nur in geometrischer Hinsicht im Urmeristem einzig dasteht, welcher Thatsache ja die Sachs'sche Auffassung vollkommen Rechnung trägt, sondern dass sie auch betreffs der stofflichen Eigenschaften ihres Plasmaleibes von allen anderen Zellen des Urmeristems

verschieden sein muss. Denn jene entwickelungsmechanischen Vorgänge, welche im Plasma der Scheitelzelle ihren Sitz haben, jene zur Segmentbildung führenden charakteristischen Zelltheilungsprocesse, sind eben ausschliesslich der Scheitelzelle d. h. ihrem Protoplasten eigenthümlich. Die Scheitelzelle vereinigt andere Qualitäten in sich als ihre Segmente, und diese wieder andere, als die aus ihrer Theilung hervorgehenden Meristemzellen. Dass in dieser Thatsache ein gewichtiges Argument für die Bedeutung der Scheitelzelle als Zellenindividuum liegt, ist nicht zu verkennen.

An den vorstehenden Einwand schliesst sich der Hinweis auf die Thatsache an, dass trotz der Gleichartigkeit des Gesammtwachsthums und der äusseren Form der Scheitelregion in gewissen Fällen dennoch eine constante Verschiedenheit bezüglich der Form der Scheitelzelle vorhanden ist. So besitzt z. B. der Stammscheitel von Salvinia eine zweischneidige Scheitelzelle, der eines echten Farnes oder Schachtelhalms dagegen eine dreiseitig pyramidale. Selbst wenn man annehmen wollte, dass solche Unterschiede als blosse Constructionsvariationen aufzufassen wären, so müsste man die Ursache oder Ausführung derselben doch nur im Plasma der Scheitelzelle suchen, welches die Segmentwände hier constant zweireihig, dort constant dreireihig ausbildet. Auch hieraus geht also hervor, dass an der Scheitelzelle nicht blos die äussere Form, »die Lücke«, etwas Eigenartiges ist, sondern auch das, was in der Lücke enthalten ist, der Protoplast. Nach der Sachs'schen Vorstellung von der Fächerung der embryonalen Substanz des Vegetationspunktes wäre es nicht zulässig anzunehmen, dass das Plasma der Scheitelzelle mit anderen Eigenschaften begabt ist, als das Plasma eines Segmentes und seiner meristematischen Tochterzellen. Eine solche Annahme ist aber, wie wir gesehen haben, unabweisbar. Die Zellwände, welche von der Scheitelzelle succesive Segmentzellen abschneiden, zerklüften nicht blos die protoplasmatische Substanz des Vegetationspunktes, so wie etwa Quarzgänge das Schiefergestein zerklüften; sie bilden zugleich Grenzflächen, welche morphologisch und functionell verschiedene Plasmaindividuen von einander trennen.

Uebrigens muss auch Sachs seiner in einem späteren Aufsatze über »Energiden und Zellen« (Flora 1892) vertretenen Auffassung zu Folge den Protoplasten der Scheitelzelle als eine »Energide«, d. i. »eine organische Einheit sowohl im morphologischen, wie im physiologischen Sinne« betrachten. Dass er dadurch mit seiner früheren Auffassung der Scheitelzelle als Lücke im Constructionssystem der Zellwände in Widerspruch geräth, ist nicht zu leugnen.

Im Hinblick auf die Wandrichtungen der sich theilenden Scheitelzelle ist schliesslich der Hinweis auf die nicht seltenen Ausnahmen am Platze, welche das Princip der rechtwinkligen Schneidung der Zellwände erleidet. Solche Ausnahmen sind von Kienitz-Gerloff, Leitgeb u. A. namhaft gemacht worden. Sie werden um so mehr zu berücksichtigen sein, wenn sie die Theilungswände der Scheitelzelle selbst betreffen. In dieser Hinsicht hat Dingler auf die von Nägeli und Leitgeb gemachte Beobachtung aufmerksam gemacht, dass die Segmentwände, welche neue Kappen in der Wurzelscheitelzelle der Gefässkryptogamen abschneiden, nicht gebogen angelegt werden, sondern eben; erst nachträglich krümmen sie sich durch starkes Flächenwachsthum nach auswärts, höchst wahrscheinlich in Folge des steigenden Turgors der Scheitelzelle. Die rechtwinklige Orientirung der Segmentwände ist also in diesem Falle eine secundäre Erscheinung. Die Scheitelzelle fügt sich eben dem Sachs'schen Schema nicht in allen Fällen.

6) Ueber das Scheitelwachsthum mit mehreren Scheitelzellen, beziehungsweise das Scheitelzellwachsthum der Phanerogamen vgl. Schwendener, Ueber Scheitelwachsthum mit mehreren Scheitelzellen, Sitzungsberichte der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin, 1879; Derselbe, Ueber Scheitelwachsthum und Blattstellung, Sitzungsber. der k. Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1885. G. Haberlandt, Ueber Scheitelzellwachsthum bei den Phanerogamen, Mittheil. des naturwissensch. Vereins für Steiermark, 1881. H. Dingler, Ueber das Scheitelwachsthum des Gymnospermenstammes; Derselbe, Zum Scheitelwachsthum der Gymnospermen, Berichte der d. bot. Gesellsch. 1886. P. Korschelt, Zur Frage über das Scheitelwachsthum bei den Phanerogamen, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XV. 1884. Percy Groom, Ueber den Vegetationspunkt der Phanerogamen, Berichte der d. bot. Gesellsch. 1885. L. Koch, Ueber Bau und Wachsthum der Sprossspitze der Phanerogamen. I. die Gymnospermen, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XXII. 1891. — Von den citirten Autoren sind Dingler und Korschelt sehr entschieden für das Vorhandensein einer einzigen dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle an den Sprossspitzen der Phanerogamen, speciell der Gymnospermen eingetreten, während alle übrigen Forscher dem ebenso bestimmt widersprochen haben.

7) Die Angaben Schwendener's über das Scheitelwachsthum der Marattiaceen-Wurzel sind neuerdings von L. Koch (Ueber Bau und Wachsthum der Wurzelspitze von Angiopteris evecta Hoffm., Pringsheim's Jahrb. Bd. XXVII. 1895), soweit es sich um den thatsächlichen Befund handelt, im Wesentlichen bestätigt worden. In der Deutung der Beobachtungsthatsachen folgt aber Koch den Sachs'schen Vorstellungen. Von theoretischem Interesse ist der von Koch erbrachte Nachweis, dass die vier schon von Schwendener beobachteten Scheitelzellen bei Angiopteris evecta durch Kreuztheilung einer einzigen Scheitelzelle entstehen.

8) Allgemeine Bemerkungen über Scheitelwachsthum mit einer und mehreren Scheitelzellen. Wenn auch selbstverständlich das Scheitelwachsthum mit mehreren Scheitelzellen in vielen Fällen, vor Allem bei den Thallophyten, ein ebenso ursprünglicher, primärer Wachsthumsmodus ist, wie in anderen Fällen das Scheitelwachsthum mit blos einer Scheitelzelle, so kann doch dieser Satz für die Phanerogamen aus phylogenetischen Gründen keine Geltung haben. Denn die Phanerogamen haben sich zweifellos aus den Gefässkryptogamen entwickelt, deren Vegetationspunkte mit verhältnissmässig wenigen Ausnahmen eine einzige Scheitelzelle aufweisen. Wir müssen also nothgedrungen annehmen, dass die mehrzelligen Scheitel der Phanerogamen aus einzelligen hervorgegangen sind. Wie haben wir uns nun die entsprechenden Uebergänge vorzustellen?

Von Sachs wird diese Frage auf Grund seiner Auffassung der Scheitelzelle als einer Lücke im Constructionssystem der Zellwände ebenso bündig als anschaulich beantwortet. Wir haben uns blos in die Scheitelzelle und ihre jüngsten Segmente die zur Ergänzung des Zellnetzes nothwendigen Antiklinen eingetragen, die abgebrochenen Periklinen vollständig ausgezogen und ebenso die radialen Wandungen nach obenzu ergänzt zu denken, und aus dem mit einer Scheitelzelle versehenen Vegetationspunkte ist ohne jede Aenderung der Constructionsprincipien ein Sprossscheitel mit mehreren oder zahlreichen Initialen geworden. Diese Darstellung des Ueberganges ist, wie man sieht, sehr anschaulich und leicht verständlich; da wir uns aber der Sachs'schen Auffassung betreffs der Scheitelzelle nicht angeschlossen haben, so müssen wir von dem eben erwähnten, rein theoretischen Schema absehen und uns direct an die in der Natur zu beobachtenden Fälle wenden.

Allerdings gestatten diese Fälle (einen später zu erwähnenden Ausnahmsfall abgesehen) keine unmittelbare Wahrnehmung des successiven Ueberganges vom einzelligen Scheitel zum mehrzelligen, allein sie repräsentiren doch gewisse Uebergangsstufen, welche mit ziemlicher Bestimmtheit auf die in der phylogenetischen Entwickelung vorausgegangenen und nachfolgenden Stadien schliessen lassen.

Betrachten wir zunächst die Kategorie der nebeneinanderliegenden Scheitelzellen. Da kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die beiden zu einem Doppelkeile verbundenen Scheitelzellen, welche Strasburger am Vegetationskegel von Selaginella Wallichii nachwies, aus einer einzigen vierseitig keilförmigen Scheitelzelle, durch das Auftreten einer sie halbirenden Längswand hervorgegangen sind. Ebenso nahe liegt es, die von Schwendener nachgewiesenen 4 Scheitelzellen der Marattiaceen-Wurzel sich aus einer einzigen Scheitelzelle entstanden zu denken, welche durch radiale, übers Kreuz gestellte Längswände in Quadranten getheilt wurde. Diese bereits in der 1. Aufl. ausgesprochene Vermuthung ist inzwischen durch die Beobachtungen L. Koch's für die Wurzel von Angiopteris evecta bestätigt worden.

Auch die Kategorie der übereinander gelagerten Scheitelzellen lässt sich ungezwungen von einer einzigen Scheitelzelle ableiten. Ich habe dies bereits in meiner oben erwähnten Abhandlung mit folgenden Worten auseinandergesetzt: »Denken wir uns z. B. die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle eines Farnstammes durch zwei Querwände oder — um mit Sachs zu sprechen — durch zwei vollständig ausgezogene Periklinen — in drei übereinander befindliche Etagen getheilt, von welchen nun jede selbständig weiter wächst und im Sinne der ursprünglich einheitlichen Scheitelzelle Segmente bildet, so folgt daraus der für die Seitensprossanlage von Ceratophyllum demersum constatirte Bau des Scheitels. Denken wir uns dagegen die Scheitelzelle blos in zwei Etagen getheilt, so ist der an den jungen Gabelzweigen der Laubblätter beobachtete Bau des Vegetationspunktes die Folge. Bei Ceratophyllum ist die Etagentheilung schon von allem Anfange an gegeben. Bei anderen Pflanzen vollzieht sie sich vielleicht erst zur Zeit, als sich die junge Blatt- oder Sprossanlage hervorzuwölben anfängt. Solche Fälle müsste man jetzt vor Allem aufzufinden trachten.«



Nach dem Vorausgegangenen fällt es nicht schwer, sich in Gedanken auch den Uebergang von einer Scheitelzelle zur Kategorie der neben- und übereinander gelagerten Initialzellen herzustellen.

Es kann schliesslich noch die Frage aufgeworfen werden, auf was für Ursachen wohl der Uebergang von einem einzelligen Scheitel zu einem mehrzelligen beruhen möge. Die Antwort auf diese Frage kann allerdings über allgemeine Vermuthungen kaum hinausgehen. Vor Allem wird die Ansicht kaum einem Widerspruche begegnen, dass die Individualität der Zelle bei Vorhandensein blos einer Scheitelzelle viel ausgesprochener ist, als wenn mehrere oder viele Scheitelzellen sich am Aufbau der Vegetationsspitze betheiligen. Es geht dies schon aus der viel grösseren Regelmässigkeit der Zelltheilungen hervor und der damit zusammenhängenden Constanz der Zellformen, durch welche sich das Wachsthum mit blos einer Scheitelzelle charakterisirt. Der Uebergang von einem einzelligen Scheitel zu einem mehrzelligen bedeutet demnach ein Zurücktreten der Zellenindividualität gegenüber dem Gesammtwachsthum. Weil sich aber im Allgemeinen die einzelne Zelle dem Gesammtorganismus um so mehr unterordnet, je höher derselbe auf der Stufenleiter der phylogenetischen Entwickelung steht, so erscheint es verständlich, dass bei den Phanerogamen, speciell den Angiospermen, die eine Scheitelzelle der Gefässkryptogamen einer Mehrzahl von Initialzellen Platz gemacht hat.

9) J. v. Hanstein, Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkte der Phanerogamen, Festschrift der niederrh. Gesellsch. f. Naturkunde, Bonn 1868; und »Die Entwickelung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen« in des Autors Botanischen Abhandlungen, I. Bd. 1870.

10) Ueber das Scheitelwachsthum und den Bau der Wurzelspitze schrieben: Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Beiträge zur wissensch. Botanik, I. H. 1867; Hanstein, Die Entwickelung des Keimes der Monocotylen und Dicotylen, 1870; J. Reinke, Untersuchungen über die Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamenwurzel, Bot. Abhl. herausg. von Hanstein, I. Bd. 3. Heft; E. de Janczewski, Recherches sur l'accroissement terminal des racines dans les Phanérogames, Annales des sc. nat. 5. S. T. XX; H. G. Holle, Ueber den Vegetationspunkt der Angiospermenwurzeln, Bot. Ztg., 1876; M. Treub, Le meristème primit. de la racine dans les Monocotylédones, Leiden 1876; J. Eriksson, Ueber das Urmeristem der Dicotylenwurzeln, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. XI. Bd. 1878; Ch. Flahault, Recherches sur l'accroissement terminal de la racine chez les Phanérogames, Annales d. sc. nat. 6. S. T. VI; Schwendener, Ueber das Scheitelwachsthum der Phanerogamenwurzeln, Sitzungsber. d. k. Akademie der Wissensch. z. Berlin, 1882. Ph. van Tieghem, Structure de la racine et disposition des radicelles dans les Centrolepidées, Eriocaulées etc., Journal de bot. I. 1887. Van Tieghem et H. Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes, Annales des sc. nat. 7. S. T. VIII. 1888.

11) Ich habe die im Texte angegebene Eintheilung der primären Bildungsgewebe zuerst in meiner »Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems«, Leipzig 1879, durchgeführt und daselbst auch eingehend begründet. Für das »Protoderm« habe ich in jener Schrift den Ausdruck »junge Epidermis« angewendet, welcher mir aber heute nicht mehr zweckmässig erscheint. Man thut am besten, den Ausdruck »Epidermis« blos im anatomisch-physiologischen Sinne zur Bezeichnung der ausgebildeten oder ihrer Ausbildung schon sehr nahen Oberhaut zu gebrauchen. In der citirten Abhandlung, sowie in der I. Aufl. dieses Buches habe ich ferner das primäre prosenchymatische Bildungsgewebe im Anschluss an die Terminologie Nägeli's als »Cambium« bezeichnet. Da sich aber der von Sachs vorgeschlagene Ausdruck »Procambium« allgemein eingebürgert hat und die Bezeichnung »Cambium« von den meisten Pflanzenanatomen für den Verdickungsring des Gymnospermen- und Dicotylenstammes reservirt wird, so gebrauche ich im Interesse einer möglichst einheitlichen Terminologie den Ausdruck »Procambium«. Endlich spreche ich in diesem Buche nicht mehr von »Grundparenchym« (als Bildungsgewebe), sondern von »Grundmeristem«, um schon durch die Benennung anzudeuten, dass es sich hier um ein Theilungs- und kein Dauergewebe handelt.

12) E. Heinricher, Ueber Adventivknospen an der Wedelspreite einiger Farne, Sitzungsber. der k. Akademie der Wissensch. in Wien, 78. B. 1878; ferner: Die jüngsten Stadien der Adventivknospen an der Wedelspreite von Asplenium bulbiferum, ebendaselbst 1881; Rostowzew, Die Entwickelungsgeschichte und die Keimung der Adventivknospen bei Cystopteris bulbifera, Generalversammlungsheft der deutsch. bot. Gesellsch. 1894.

Dritter Abschnitt.

Das Hautsystem.

I. Allgemeines.

So wie sich bereits die einzellige Alge durch Bildung einer Zellhaut gegen die Aussenwelt abgrenzt und gegen ihre nachtheiligen Einflüsse schützt, ebenso und in noch höherem Maasse bedürfen die vielzelligen, hochentwickelten Pflanzen eines Hautsystems zum Schutze ihrer darunter liegenden Gewebe. Während aber bei den niedrigsten Pflanzenformen die Zellmembran nicht blos als Zellhaut, sondern zugleich als Festigungsapparat dient, sehen wir bei den höheren Pflanzen diese beiden Functionen nach dem Princip der Arbeitstheilung zwei ganz verschiedenen Gewebesystemen übertragen.

Bevor wir an die anatomisch-physiologische Charakteristik des Hautsystems gehen, dürfte es angezeigt sein, vorerst jene nachtheiligen Einflüsse der Aussenwelt zu schildern, gegen welche sich die Pflanze durch Bildung eines Hautsystems zu schützen trachtet. Die Forderungen, welche wir an ein Gewebe zu stellen haben, damit sich dasselbe als Hautgewebe qualificire, ergeben sich dann von selbst.

Wenden wir unsere Aufmerksamkeit zunächst den Landpflanzen zu und zwar den oberirdischen, von atmosphärischer Luft umspülten Theilen derselben. Hier stellt sich vor Allem eine Gefahr in Folge der Wasserverdunstung ein, welcher die Pflanzengewebe ausgesetzt sind, so gut wie jeder andere feuchte Körper. In zweiter Linie kommen mechanische Verletzungen aller Art in Betracht, wie sie durch heftige Regengüsse, durch aufgewirbelte Staub- und Sandtheilchen und durch verschiedene Thiere, so Schnecken, Insekten u. a., herbeigeführt werden. Zuweilen wird es ferner nothwendig, bestimmte Gewebe gegen zu intensive Beleuchtung zu schützen oder den nachtheiligen Einfluss der nächtlichen Wärmestrahlung zu verringern. Endlich müssen die Gewebe der überwinternden Organe, wie mehrjähriger Zweige und Aeste, vor allzu raschem Temperaturwechsel, namentlich vor schnellem Aufthauen bewahrt sein.

Die Ansprüche, welche submerse Wasserpflanzen an das Hautsystem stellen, sind vor allem deshalb geringer als bei den Landpflanzen, weil hier unter normalen Verhältnissen die Gefahr der Austrocknung wegfällt. Dafür wird aber ein Hautgewebe aus anderen Gründen nothwendig. Die Wasserpflanzen beanspruchen, wie wir später sehen werden, ein wohl ausgebildetes Durchlüftungs-

system, welches sich nicht blos auf das Vorhandensein eines reichen Netzes von Intercellularräumen beschränkt, sondern auch häufig grosse und weite Luftcanäle aufweist. Der nothwendige Abschluss dieser grossen Durchlüftungsräume nach aussen verlangt die Ausbildung eines lückenlosen Hautgewebes. Bei Pflanzen, welche im fliessenden Wasser leben, kommt noch ein weiteres Moment hinzu: die abscheerende Kraft der Strömung, welche bei einem lockeren Bau der Gewebe leicht Zelle um Zelle aus ihrem Verbande losreissen könnte.

Was die unterirdischen Organe der Landpflanzen betrifft, so nehmen dieselben eine intermediäre Stellung ein und nähern sich hinsichtlich ihrer Ansprüche an das Hautgewebe je nach dem Feuchtigkeitsgehalt des Bodens bald der einen, bald der anderen von den besprochenen Pflanzengruppen.

Wir werden nun in der nachfolgenden Besprechung der verschiedenen Gewebearten des Hautsystems sehen, inwieweit dieselben geeignet sind, den verschiedenen Organen und Geweben der Pflanze gegen die soeben geschilderten schädlichen Einflüsse den nöthigen Schutz zu gewähren.

II. Die Epidermis.

Die erste Stufe in der Entwickelung der Hautgewebe repräsentirt die Epidermis. Dieselbe besteht in der Mehrzahl der Fälle aus einer einzigen Zelllage, welche die von ihr bedeckten Organe und Gewebe gegen die Aussenwelt abgrenzt und ihnen den oben angegebenen Schutz bietet. Dies ist die charakteristische Hauptfunction der Epidermis und demnach werden nur jene oberflächlich gelegenen Zellschichten als Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne zu betrachten sein, deren anatomischer Bau mit jener Function in vollstem Einklang steht. Nicht jede oberflächlich gelegene Zellschicht hat nämlich die Aufgabe, als schützende »Oberhaut« zu fungiren. Jene äusserste Zelllage der Wurzeln, welche die Wurzelhaare bildet, gehört im anatomisch-physiologischen Sinne nicht zur Epidermis, weil ihre Aufgabe in der Absorption des Wassers und der verschiedenen Nährsalze besteht. Eine consequente Auffassung der Epidermis als Hautgewebe wird auch die sog. Schliesszellen der Spaltöffnungen einem anderen System, und zwar dem der Durchlüftungseinrichtungen zutheilen. Ebenso werden die epidermalen Wasserdrüsen der Laubblätter verschiedener Pflanzen, sowie überhaupt alle drüsigen Organe, welche vom phylogenetischen und entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte aus zur Epidermis gerechnet werden, von letzterer abzutrennen und dem System der Secretionsorgane zuzuweisen sein. Ebensowenig darf uns endlich die oberflächliche Lage oder die protodermale Herkunft gewisser specifisch mechanischer Zellen hindern, dieselben in einem anderen Gewebesystem, dem mechanischen, unterzubringen.

Als Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne werden wir daher nur jene oberflächlich gelegene Zellschicht ansehen dürfen, deren anatomische Merkmale erkennen lassen, dass sie ihrer Hauptfunction nach als primäres Hautgewebe fungirt.

A. Die einschichtige Epidermis [1]).

1. Die Zellformen. Die Epidermiszellen besitzen meistens eine tafel- oder plattenförmige Gestalt und stehen untereinander im lückenlosen Zusammenhange. In typischer Ausbildung sind sie stets niedrig und nur bei reichlicher Wasserspeicherung erlangen sie oft eine beträchtliche Höhe. An langsam wachsenden und gleichmässig ausgebreiteten Organen sind die beiden Flächendurchmesser annähernd gleich gross, wie z. B. an den meisten dicotylen Laubblattspreiten. Gestreckte Organe dagegen, wie z. B. die linealen Blätter der Monocotylen, die meisten Stengel und Blattstiele, besitzen gewöhnlich in gleichem Sinne gestreckte Epidermiszellen. Nicht selten sind die Zellen ein und derselben Oberhaut von auffallend verschiedener Gestalt. Wenn damit gleichzeitig eine verschiedene Function der abweichend gestalteten Zellen verbunden ist, so

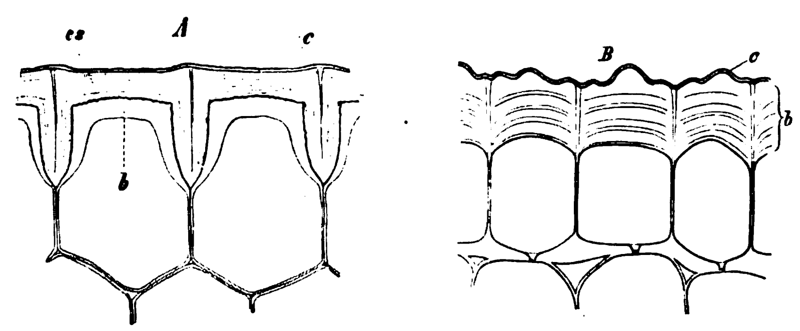


Fig. 25. *A* Epidermiszellen des Blattes von Aloë acinacifolia. *B* Epidermiszellen des Blattes von Allium Cepa; *c* Cuticula, *cs* Cuticularschichten, *b* Celluloseschichten.

müssen dieselben überhaupt einem anderen Gewebesystem zugetheilt werden; dies gilt z. B. von den epidermalen Cystolithenzellen der Urticaceen und Acanthaceen, sowie von den schlauchförmigen epidermalen Gerbstoffbehältern verschiedener Saxifragen. In anderen Fällen ist für die abweichend gestalteten Epidermiszellen eine besondere Function bisher nicht nachgewiesen worden; so z. B. für die auffallend kurzen »Zwergzellen« der meisten Gräser, welche mit den langgestreckten Epidermiszellen, Längsreihen bildend, ziemlich regelmässig abwechseln.

2. Die Aussenwände und Wachsüberzüge. Der physiologisch wichtigste Theil der Epidermiszelle besteht in ihrer Aussenwand; dieselbe unterscheidet sich gewöhnlich durch stärkere Verdickung von den übrigen Wandungen, wozu dann noch Unterschiede im chemisch-physikalischen Verhalten kommen. Letztere werden durch die Einlagerung von wahrscheinlich fettartigen Substanzen hervorgerufen, welche man zusammenfassend als Cutin zu bezeichnen pflegt. Die verdickte Aussenwand differenzirt sich dabei von innen nach aussen gewöhnlich in dreierlei Schichten: 1. die Celluloseschichten (Fig. 25, *A*, *b*), welche an das Zellinnere grenzen und aus Cellulose bestehen; 2. die Cuticularschichten (Fig. 25, *A*, *cs*), welche mehr oder weniger cutinhaltig sind, und 3. die Cuticula (Fig. 25, *A*, *B*, *c*), welche, aus der äussersten cutinreichsten Membranlamelle bestehend, als dünnes, ununterbrochenes Häutchen die ganze

Aussenfläche der Epidermis überzieht und niemals fehlt. Ebenso lässt sich wohl stets das Vorhandensein von Celluloseschichten nachweisen. An zarten, seltener auch an dickwandigen Oberhäuten fehlen dagegen häufig die Cuticularschichten, so dass die Cuticula unmittelbar der Cellulosemembran aufliegt (Fig. 25, *B*). Die Cuticularschichten grenzen sich gewöhnlich von den darunter liegenden Celluloseschichten scharf ab, wobei die Grenzfläche glatt sein kann, oder durch zahlreiche scharfe Zähnchen, welche der Cuticularschicht angehören, eine rauhe Beschaffenheit erhält. Diese Zähnchen dringen in die Celluloseschichten ein und erhöhen zweifellos nach dem Princip der »Verzahnung« die Festigkeit des Zusammenhanges der beiden Schichtencomplexe. Besonders schön lässt sich diese Erscheinung an den Blättern verschiedener Aloëarten beobachten.

Die Verdickung der Aussenwände hat eine doppelte Bedeutung: sie bewirkt erstens eine Einschränkung der Transpiration, da die cuticularisirten Verdickungsschichten die Eigenschaft, für Wasser nur schwer permeabel zu sein, mit der eigentlichen Cuticula theilen. Dazu kommt zweitens eine rein mechanische Leistung, welche in der Erhöhung der Festigkeit der Epidermis besteht. Es dürfte angezeigt sein, diese beiden Momente in den nachstehenden Erörterungen auseinander zu halten.

Zunächst fällt es nicht schwer, durch vergleichende Untersuchungen nachzuweisen, dass die Verdickung und Cuticularisirung der Aussenwandungen der Epidermis gleichen Schritt hält mit der Schutzbedürftigkeit der darunter liegenden Gewebe gegen Austrocknung. Die Epidermis der submersen Wasserpflanzen besitzt daher meist zarte Aussenwände, welche kaum dicker sind als die seitlichen und die inneren Wandungen der Zellen. Werden solche Pflanzen auf's trockene Land gebracht, so welken und vertrocknen sie in kürzester Zeit. Ihre Oberhaut ist eben nicht darauf eingerichtet, als Schutzmittel gegen zu grosse Transpiration zu dienen. Auch nicht submerse Wasserpflanzen besitzen häufig eine zarte Epidermis; so sind z. B. bei den Wasserlinsen die Aussenwandungen der an die Atmosphäre grenzenden oberen Epidermis ebenso zart und unverdickt wie jene der unteren Epidermis, welche zeitlebens vom Wasser benetzt wird. Gehen wir dann auf das andere Extrem über, zu jenen Pflanzen, welche in niederschlagsarmen Klimaten wachsen, so finden wir, dass durch mächtige Verdickung und starke Cuticularisirung der äusseren Zellwände die Epidermis in den Stand gesetzt wird, die cuticulare Transpiration der Pflanze auf ein möglichst geringes Ausmaass einzuschränken. Die afrikanischen und asiatischen Wüstenpflanzen, die australischen Xanthorrhoeen, Proteaceen und Epacrideen und viele Bewohner der trockenen arktischen Gegenden zeichnen sich demnach durch einen derartigen Bau ihrer Epidermis aus. Ein möglichst weitgehender Transpirationsschutz kann aber auch in regenreicheren Klimaten durch besondere Standortsverhältnisse geboten sein. Aus diesem Grunde finden wir z. B. bei vielen Epiphyten des tropischen Urwaldes und den Halophyten des Meeresstrandes dickwandige Epidermen vor. Ebenso sind bei vielen Hochgebirgspflanzen die Aussenwände der Epidermis stark verdickt und cutinisirt, um der durch die Luftverdünnung und die stärkere Insolation bedingten Gefahr einer zu starken Transpiration zu begegnen.

Die verschieden starke Cuticularisirung und Verdickung der Aussenwände lässt sich aber auch an den verschiedenen Organen ein und derselben Pflanze

beobachten, denn es ist einleuchtend, dass die Schutzbedürftigkeit der einzelnen Organe gegenüber der Austrocknung eine sehr ungleich grosse ist. Die verhältnissmässig kurzlebigen Blüthenorgane, deren Entfaltung gewöhnlich in eine Jahreszeit verlegt wird, in welcher die Pflanze die Gefahr einer Austrocknung nicht zu fürchten hat, werden in dieser Hinsicht eines geringeren Schutzes bedürfen, als die Laubblätter, welche während der ganzen Vegetationszeit zu assimiliren haben und deshalb dem Wechsel der Witterung in weit höherem Maasse ausgesetzt sind. Die Epidermis der Blumenblätter, der Staubblätter, der Griffel etc. ist deshalb fast immer zart und dünnwandig. Bezüglich des einzelnen Laubblattes wird es ferner nicht überraschen, dass die Epidermis der Oberseite sehr häufig mit stärkeren Aussenwandungen versehen ist, als die der Unterseite. So beträgt z. B. die Dicke der äusseren Zellwandungen auf der Blattoberseite von Daphne chrysantha 8,6 μ, auf der Blattunterseite blos 4,2 μ; für das Laubblatt von Vinca minor betragen diese Werthe 5,4 und 3,1 μ. Aehnliche Unterschiede machen sich wahrscheinlich auch in der Ausbildung der beiderseitigen Cuticula geltend. Die Oberseite des Blattes hat sich eben wegen der stärkeren Beleuchtung und Erwärmung, welcher sie ausgesetzt ist, gegen zu grosse Transpiration ausgiebiger zu schützen.

Versuche über den hemmenden Einfluss der Epidermis, beziehungsweise deren Aussenwandungen auf die Transpiration der Pflanzenorgane sind schon zu wiederholtenmalen angestellt worden[2]. Freilich verwendete man hierzu meistens Objecte (Aepfel, Pflaumen, Stammstücke von Cactus), welche den Werth der Epidermis als Schutzmittel gegen Austrocknung für die vegetativen Organe der Pflanze, vor allem die Laubblätter, mehr abschätzen als deutlich erkennen lassen. Beispielshalber seien hier die Ergebnisse zweier solcher Transpirationsversuche mitgetheilt. Der eine Versuch bezieht sich auf das Laubblatt von Aloë vulgaris; zwei gleich grosse Blattstücke wurden, bis auf eine 10 qcm grosse Fläche auf der Oberseite, allseits mit einem Talgüberzuge versehen; sodann wurde von dem einen Blattstücke die Epidermis der freigelassenen Stelle mit dem Scalpelle vorsichtig entfernt. Genau so wurde mit zwei gleichgrossen Aepfeln verfahren. Die Transpirationsverluste (pro 1 qdcm in Gr.) sind in der nachstehenden kleinen Tabelle verzeichnet[3]:

	Aloëblatt		Apfel	
	Mit Epidermis	Ohne Epidermis	Mit Epidermis	Ohne Epidermis
Nach 3 Stunden	0,022	0,524	0,015	0,385
Nach 24 »	0,160	2,502	0,120	1,802.

In den ersten drei Stunden nach Entfernung der Epidermis betrug also der Wasserverlust des epidermislosen Aloëblattes 23,5 mal so viel als der des geschützten Blattstückes; nach 24 Stunden noch 15,6 mal so viel. Für den Apfel sind diese Verhältnisszahlen fast gleichlautend: 25,6 und 15,0. Man sieht also, dass die Epidermis der betreffenden Apfelsorte die Transpiration zufälligerweise in gleichem Verhältnisse herabsetzte, wie die Epidermis des Aloëblattes.

Bei derartigen Versuchen kommt aber der verdunstunghemmende Einfluss der verdickten und cutinisirten Epidermis-Aussenwände aus dem Grunde nicht voll zur Geltung, weil die benutzten Pflanzentheile mehr oder minder zahlreiche

Spaltöffnungen tragen. Wenn dieselben auch bei der obigen Art der Versuchsanstellung bald geschlossen sein dürften, so sind doch einwandfreie Resultate blos dann zu erzielen, wenn die betreffenden Epidermen vollständig spaltöffnungslos sind, so dass thatsächlich blos cuticulare Transpiration stattfinden kann. Die durch die Spaltöffnungen vermittelte stomatäre Transpiration muss vollständig ausgeschlossen sein. Ausserdem ist noch ein anderer Umstand zu berücksichtigen. Bereits von Nägeli wurde festgestellt, dass durch Erfrieren getödtete Pflanzentheile (Kartoffeln, Aepfel) unter sonst gleichen Umständen stärker transpiriren als lebende. Wahrscheinlich beruht die Herabsetzung der Transpiration seitens der lebenden Protoplasten auf der Structur ihrer Plasmahäute, welche mit Eintritt des Todes zerstört wird. Auch dieser Factor ist also zu eliminiren, wenn die verdunstunghemmende Wirkung der Epidermiswände zu constatiren ist.

Mit Rücksicht auf diese Momente habe ich mit den Blättern von Ficus elastica, Hedera Helix und Aesculus Hippocastanum den nachstehenden Versuch ausgeführt. Je ein Blatt (von Aesculus ein Theilblatt) wurde im lebenden Zustande, und je eines nach Tödtung mittelst Chloroformdampf, auf seiner Spaltöffnungen führenden Unterseite mit einem Ueberzuge von »Cacaowachs« (einem von Stahl empfohlenen Gemisch von einem Theil Bienenwachs und drei Theilen Cacaobutter) versehen, so dass also blos die spaltöffnungsfreie Blattoberseite transpiriren konnte. Auch die Blattstiele mit ihren Schnittflächen wurden mit dem Gemisch überzogen. Dann liess man die Blätter im Laboratorium, vor directer Besonnung geschützt, bei einer Temperatur von 19—23° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 68—75 % transpiriren. Die Transpirationsverluste wurden täglich zur selben Zeit durch Wägung bestimmt. Eine niedere, mit Wasser gefüllte Glasschale diente zur Bestimmung der Verdunstungsgrösse einer freien Wasserfläche, mit welcher dann die Transpirationsgrössen der Blätter verglichen wurden. Die durchschnittliche Verdunstungsgrösse betrug bei dreitägiger Versuchsdauer pro 1 Tag und 1 qdm in g:

	Lebendes Blatt	Todtes Blatt
Ficus elastica	0,032	0,056
Hedera Helix	0,031	0,044
Aesculus Hippocastanum	0,126	0,156
Freie Wasserfläche	6,922.	

Alle Blätter waren nach dreitägiger Versuchsdauer noch vollkommen frisch, die getödteten wie zu Beginn des Versuchs von brauner Farbe.

Aus diesem Versuche geht zunächst hervor, dass, wenn auch die todten Blätter stärker transpiriren als die lebenden, doch der Hauptantheil an der so bedeutenden Herabsetzung der Transpiration der Blattflächen gegenüber jener der Wasserfläche nicht dem lebenden Protoplasma, sondern der Cuticula und den Cuticularschichten zukommt. Bei Ficus elastica z. B. beträgt die Menge des lediglich von den Aussenwänden der Epidermis zurückgehaltenen Wassers (bezogen auf die Verdunstung der freien Wasserfläche) 6,866 g, d. i. 286 mal so viel als jene Wassermenge (0,024 g), welche im lebenden Blatt noch überdies seitens der Plasmahäute zurückgehalten wird. Die Verdunstung der freien Wasserfläche war 123 mal grösser als die Transpiration des todten Ficus-Blattes, 157 mal

grösser als jene des todten Hedera-Blattes und 44 mal grösser als jene des Aesculus-Blattes. Daraus geht also deutlich hervor, in welch hohem Maasse eine spaltöffnungsfreie Epidermis die Transpiration der Laubblätter herabsetzt. Wenn Unger[4]) bei einer 31 Tage lang dauernden Beobachtungsreihe gefunden hat, dass die Verdunstung einer freien Wasserfläche blos 1,4 bis 6,9 mal grösser ausfiel als die Transpiration der Blätter von Digitalis purpurea, so erklärt sich dies daraus, dass Unger die Gesammttranspiration der Blätter bestimmte, also auch die stomatäre Transpiration mit in Rechnung zog.

Eine häufige Unterstützung erfährt die Epidermis in ihrer Function durch die sogenannten Wachsüberzüge[5]), welche an Trauben, Pflaumen und vielen Blättern den bekannten reifartigen Anflug bilden und aus wachsartigen Verbindungen bestehen; sie verringern gleichfalls die Transpirationsgrösse der betreffenden Organe. Dasselbe gilt selbstverständlich auch für die den Epidermiszellwänden eingelagerten wachsähnlichen Substanzen. Bezüglich der Ausbildung der Wachsüberzüge können drei Hauptformen unterschieden werden. Weitaus am häufigsten ist der Körnerüberzug, welcher aus kleinen nebeneinander gelagerten Wachskörnchen von durchschnittlich 0,001 mm Grösse besteht. Statt einzelne Beispiele namhaft zu machen, sei hier blos auf verschiedene Vertreter der Gramineen, Liliaceen und Irideen hingewiesen. Weniger häufig ist der Stäbchenüberzug, bei welchem das Wachs in senkrechten Stäbchen der Cuticula aufsitzt. Dieselben sind oft ansehnlich höher als die Epidermiszellen und an ihrem oberen Ende hakenförmig gekrümmt oder eingerollt. Diese Form des Wachsüberzuges kommt bei vielen Scitamineen und Gräsern vor (Musa, Strelitzia, Canna). Besonders lang werden die Stäbchen an den Knoten von Saccharum officinarum (0,1—0,15 mm) (Fig. 26). Der Krustenüberzug endlich stellt eine spröde, durchsichtige Glasur vor, welche meist zahlreiche Risse und Sprünge aufweist und gewöhnlich die Dicke von 0,001 mm nicht überschreitet. Hierher gehört das Laub von Thuja, das Blatt von Sempervivum etc. In einigen Fällen erreichen diese Wachskrusten eine grosse Mächtigkeit. Auf den jungen Blättern von Copernicia cerifera besitzen sie eine Dicke von 0,015 bis 0,019 mm, auf den Stengeln und Blättern von Panicum turgidum eine Mächtigkeit bis zu 0,03 mm. Bei den »Wachspalmen« (Ceroxylon- und Klopstockia-Arten) werden die Wachsüberzüge sogar bis 5 mm dick. — Was die Entstehung der Wachsüberzüge betrifft, so ist von de Bary nachgewiesen worden, dass sie ein Ausscheidungsproduct vorstellen und nicht etwa einer chemischen Metamorphose der Cuticula und der Zellwand ihre Entstehung verdanken.

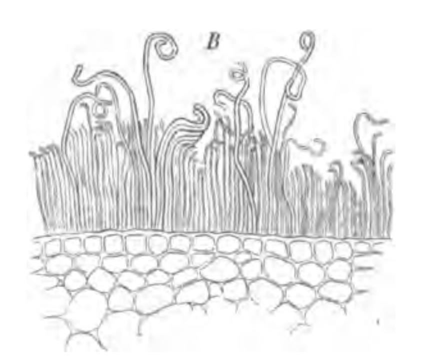


Fig. 26. Stäbchenförmiger Wachsüberzug eines Knotens von Saccharum officinarum. V. 142. Nach de Bary. (De Bary, Vergl. Anatomie.)

Ueber den Einfluss der Wachsüberzüge auf die Transpiration wurden zuerst von Friedr. Haberlandt Versuche angestellt, und zwar mit Rapsblättern, welche einen wohlausgebildeten Körnchenüberzug besitzen. Blätter, von welchen der Wachsüberzug sorgfältig abgewischt wurde, verdunsteten pro Tag und

Quadratdecimeter 4,03 g Wasser; Vergleichsblätter mit unversehrtem Ueberzug 3,6 g. Bei einem zweiten Versuche ergab sich für erstere 4,63 g Wasserverlust, für letztere blos 3,03 g. Die vom Wachse befreiten Blätter verloren also durchschnittlich um beinahe ein Drittel mehr Wasser als die mit Wachs bedeckten. Von Tschirch wurden ähnliche Versuche mit den Blättern von Eucalyptus globulus angestellt. In Uebereinstimmung damit lässt sich beobachten, dass xerophile Pflanzen, wie z. B. die Dianthus- und Euphorbia-Arten der Mediterranflora, viele Steppen- und Wüstengewächse (Capparis spinosa, Cruciferen, Rubiaceen), die neuholländischen Acacien und Myrtaceen, besonders häufig mit Wachsüberzügen versehen sind.

Eine andere Function der Wachsüberzüge besteht darin, dass sie das Wasser, Regen- und Thautropfen, von den betreffenden Pflanzentheilen ohne dauernde Benetzung abfliessen lassen. So wird besonders eine capillare Verstopfung der Spaltöffnungen verhütet.

Nach Beobachtungen von Kerner und Delpino dienen reifartige Wachsüberzüge, indem sie die Oberfläche der betreffenden Stengelorgane schlüpfrig machen, bisweilen zur Abhaltung von Ameisen von den Nektarien der Blüthenregion (Salix daphnoides, pruinosa, Fritillaria imperialis, Umbelliferen etc.). Auch ich konnte beobachten, dass kleine Ameisen, welche die extrafloralen Nektarien von Vicia sepium besucht hatten, auf den bereiften Blüthenschaft von Hyacinthus silvestris gebracht nur langsam und mit sichtlicher Kraftanstrengung unter wiederholtem Ausgleiten vorwärts kamen, während sie über eine mehrere Centimeter breite Zone des Schaftes, von welcher der Wachsüberzug abgewischt war, mit Leichtigkeit hinwegliefen. So können die Wachsüberzüge secundär auch für die Beziehungen der Pflanzen zur Thierwelt eine Bedeutung erlangen.

Wir wenden uns jetzt der mechanischen Bedeutung der verdickten Aussenwände der Epidermis zu. Dass für die Hautgewebe eine gewisse Festigkeit unerlässlich ist, bedarf keines Beweises. Es wäre deshalb eine einseitige Auffassung, wenn man die Dickwandigkeit der Epidermis immer nur auf die Herabsetzung der Transpiration beziehen wollte. In nicht seltenen Fällen zielt diese Dickwandigkeit in erster Linie nicht auf Transpirationsschutz ab, sondern auf Erhöhung der Festigkeit. Wenn sich z. B. die lederartigen Blätter vieler Tropengewächse, welche in der Regenzeit fast täglich dem heftigen Anprall der tropischen Regengüsse ausgesetzt sind, sehr häufig durch dickwandige Epidermen auszeichnen, so liegt hierin vor Allem eine Anpassung an die starke mechanische Inanspruchnahme vor. Dem erforderlichen Transpirationsschutze würden in feuchtem Tropenklima viel dünnere Aussenwände genügen.

Ein wichtiger Vortheil, welcher mit der Steifheit der verdickten Epidermiswände verbunden ist, besteht darin, dass die Contractionen, welche bei Wasserverlust eintreten, für die unter der Epidermis gelegenen zartwandigen Gewebe infolge jener Steifheit mit schwächeren Zerrungen und Pressungen verknüpft sind, und dass bei der Wiederaufnahme von Wasser die früheren Dimensions- und Lagerungsverhältnisse leichter und sicherer wieder hergestellt werden können. Die stark verdickten Epidermiszellwände bilden derart in ihrer Gesammtheit ein mehr oder weniger starkes Gehäuse, in welchem die zarteren Gewebe in geschützter Lage eingeschlossen sind.

Die Steifheit der verdickten Aussenwände wird sehr häufig durch nach

innen vorspringende Leistennetze erhöht. Die einzelnen Leisten bilden Vorsprünge der Cuticularschichten, welche mehr oder weniger tief in die Seitenwandungen der Epidermiszellen eindringen (Fig. 25 *A*). Jede Masche eines solchen Leistennetzes entspricht also den Umrissen einer Epidermiszelle. Auf Querschnitten sind die Leisten von keil- oder zapfenförmigem, bisweilen lanzettähnlichem Aussehen. Die nach aussen vorspringenden Leistennetze, wie sie z. B. auf der Blattepidermis von Helleborus, Pirus communis, Amsonia etc. vorkommen, beruhen gewöhnlich blos auf Fältelungen der Cuticula; sie sind in der Regel zu zart, als dass sie mechanisch wirksam sein könnten.

Die Festigkeit der Epidermis-Aussenwände ist schliesslich auch als ein mehr oder minder wirksames Schutzmittel gegen Thierfrass anzusehen. Dies wird besonders dann zutreffen, wenn die Härte der verdickten Wandungstheile durch Einlagerung von Kieselsäure oder von kohlensaurem Kalk erhöht wird. So sind z. B. die mit verkieselten Oberhäuten versehenen Equiseten, Cyperaceen und Gramineen gegen Schneckenfrass sehr gut geschützt[6]). Als Stahl die Blätter kieselfrei erzogener Gräser an Schnecken verfütterte, wurden dieselben bald aufgezehrt, während verkieselte Blätter nur sehr langsam gefressen oder auch ganz verschmäht wurden. Auch die Einlagerung zahlreicher kleiner Kalkoxalatkrystalle in die verdickten Aussenwände der Epidermis, wie sie z. B. bei Welwitschia mirabilis, verschiedenen Mesembryanthemum-Arten und manchen Nyctagineen zu beobachten ist, wird wohl von diesem Gesichtspunkte aus zu beurtheilen sein[7]).

Mit einigen Worten ist jetzt noch auf einige Eigenthümlichkeiten der Oberflächenbeschaffenheit der Epidermis einzugehen. Bei vielen Pflanzen, welche auf sonnigen Standorten gedeihen, sind die Oberseiten der Laubblätter sehr glatt und glänzend; besonders häufig lässt sich dies in den Tropen beobachten, wo die zahllosen Glanzlichter, welche von den Laubblättern reflectirt werden, den physiognomischen Charakter der Vegetation sehr wesentlich mitbestimmen[8]). Man wird nicht fehlgehen, wenn man das Glänzen der Cuticula als ein Schutzmittel gegen zu intensive Insolation betrachtet, indem auf diese Weise einem Theil der auffallenden Sonnenstrahlen der Eintritt in das Blattgewebe durch Reflexion verwehrt wird. Sehr häufig zeichnen sich glatte Oberhäute durch leichte Benetzbarkeit aus, was ein rasches Abfliessen des auffallenden Regenwassers oder ein rasches Sichausbreiten und Verdunsten desselben ermöglicht. Diese Art der Entwässerung der Blattfläche wird allerdings nur dann am Platze sein, wenn die Epidermis keine Spaltöffnungen aufweist, die ja sonst leicht capillar verstopft werden könnten. Spaltöffnungen führende Epidermen sind deshalb meist schwer benetzbar und, wie schon oben erwähnt wurde, häufig mit Wachsüberzügen versehen, welche die Regentropfen ohne Benetzung abrollen lassen. Durch leichte Benetzbarkeit zeichnen sich auch, wie Stahl[9]) gezeigt hat, die sammetglänzenden Epidermen verschiedener Tropengewächse aus (Cyanophyllum magnificum, Begonien, verschiedene Marantaceen, Orchideen u. a.), deren papillös vorgestülpte Epidermis-Aussenwände jeden auffallenden Wassertropfen durch Capillarattraction sofort zu einer äusserst dünnen Schicht ausbreiten, welche alsbald verdunstet.

Unter den weniger häufigen histologischen Eigenthümlichkeiten der Aussenwände ist hier das Vorkommen von Tüpfeln in denselben hervorzuheben. Mit

der Function der Epidermis als schützendes Hautgewebe stehen diese Tüpfel natürlich in keinem directen Zusammenhange. Nach Ambronn[10]) sind solche Tüpfelcanäle mit wenigen Ausnahmen blos die mechanische Folge von anderen, zweckdienlichen Einrichtungen, vor Allem der später zu erwähnenden Wellung der Seitenwände. Mit dem Zustandekommen dieser Wellungen sind nach Ambronn's Ansicht Zug- und Druckspannungen verbunden, welche das Dickenwachsthum der Aussenwände dergestalt modificiren, dass porenähnliche Canäle gebildet werden. An der Epidermis der Gramineen, vieler Juncaceen, Cyperaceen und verschiedener Dicotylen lassen sich solche functionslose Tüpfelcanäle sehr deutlich beobachten.

In manchen Fällen kommt aber den Tüpfeln der Epidermis-Aussenwände eine functionelle Bedeutung zu. An den Halmen und den sie berührenden Blattscheiden der Bambusen besitzen die aneinandergrenzenden Epidermen an ihren Aussenwänden zahlreiche Tüpfel, und zwar in solcher Vertheilung, dass ihre Entstehung aus rein mechanischen Gründen ausgeschlossen erscheint. Das Gleiche gilt für die wasserspeichernden »Luftknollen« einiger Orchideen (Oncidium, Stanhopea, Lycaste, Gongora), welche in ihrer Jugend stets von dicht anliegenden Blättern eingehüllt sind. In diesen Fällen ist also ein diosmotischer Stoffverkehr zwischen Halm und Knolle einerseits und den angrenzenden Blatttheilen andererseits recht wohl möglich, und nach Ambronn's Auffassung dienen die Tüpfel in den Aussenwänden der beiderseitigen Epidermen zur Erleichterung dieses Stoffverkehrs. Dies würde nun allerdings voraussetzen, dass die Tüpfel der zwei sich berührenden Epidermen mit einander correspondiren, was noch nicht festgestellt ist. Mit grösserer Sicherheit lässt sich die Function der Tüpfel an den Epidermis-Aussenwänden der Laubblätter einer indo-malayischen Lianengattung, Salacia, angeben. Die ungemein reichliche Wasserausscheidung, welche die Blätter dieser Lianen auf beiden Seiten allnächtlich zeigen, erfolgt bei dem Mangel besonderer Wasserausscheidungsorgane zweifellos durch die zahlreichen Tüpfel der Epidermiswände. — Endlich wäre hier noch auf die von Pfeffer entdeckten Tüpfel in den Aussenwänden der Ranken verschiedener Cucurbitaceen hinzuweisen, deren Plasmaauskleidungen höchst wahrscheinlich die Perceptionsorgane der Ranken für Contactreize vorstellen. (Vergl. den XI. Abschnitt.)

Am Schlusse dieser Besprechung der Epidermis-Aussenwände ist noch auf die Veränderungen einzugehen, welche dieselben im Alter unter dem Einflusse der Atmosphärilien und des Dickenwachsthums der betreffenden Organe erleiden. Es kommen hier jene Epidermen in Betracht, welche durch mehrere Vegetationsperioden, also jahrelang, das alleinige Hautgewebe des Organes vorstellen. Solche Oberhäute gehören allerdings zu den Ausnahmen; sie kommen z. B. an den Stämmen und Aesten von Viscum album vor, ferner bei Ilex-Arten, den immergrünen Jasminen, bei Menispermum canadense, Aristolochia Sipho, Sophora japonica, Acer striatum u. a. Dass solche Epidermen mit mächtig verdickten Aussenwandungen versehen sind, erscheint begreiflich; von grösserem Interesse ist es aber, dass die Aussenwände einer steten Erneuerung unterworfen sind, indem die obersten Wandschichten successive abschilfern oder zerbröckeln, während von unten her stets neue Schichtencomplexe hinzutreten. Bei Acer striatum vollzieht sich jener Process der Abbröckelung in besonders

instructiver Weise. Am einjährigen Zweige ist die Epidermis noch ganz glatt (Fig. 27, *A*), die mit Wachs infiltrirten Cuticularschichten sind von beträchtlicher Dicke und grenzen sich gegen die im Querschnitt bogigen und sehr dünnen Celluloseschichten scharf ab. Der sehr zarten Cuticula ist ein dünner krustenförmiger Wachsüberzug aufgelagert. Im Spätherbste lassen sich in den Aussenwänden bereits zahlreiche parallele Längsrisse nachweisen, welche von der Cuticula aus in radialer Richtung bis ungefähr gegen die Mitte der Cuticularschichten reichen und fast ausnahmslos gerade über den Seitenwandungen auftreten. Diese am einjährigen Zweige zu beobachtenden Längsrisse sind also die erste Folge der tangentialen Dehnung, welcher die Aussenwände der Epidermis in Folge des Dickenwachsthums des Zweiges ausgesetzt sind. Die Dehnung kann in diesem Stadium verhältnissmässig noch nicht gross sein; aus der trotzdem eintretenden Rissbildung (welcher auch die Cuticula unterliegt) ist demnach auf eine geringe Dehnsamkeit und Elastizität der Cuticula und der cutisirten Membranen zu schliessen. — Betrachten wir nunmehr die Epidermis eines sechsjährigen Astes (Fig. 27, *B*), so fällt uns eine ganze Reihe von charakteristischen Veränderungen auf. Die Dicke der Aussenwände, oder richtiger der Cuticularschichten, hat beträchtlich zugenommen; die Celluloseschichten sind nicht mehr bogig, sondern gerade gestreckt, und auch die viel grössere Breite der Epidermiszellen deutet auf eine starke tangentiale Dehnung hin. Die schmalen Längsrisse haben sich zu förmlichen Klüften erweitert, und von ihnen aus hat eine mehr oder weniger ausgiebige Verwitterung und Abbröckelung der oberen Cuticularschichten stattgefunden.

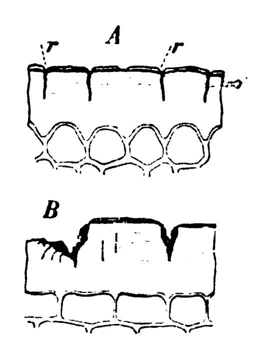


Fig. 27. *A* Epidermis eines einjährigen Zweiges von Acer striatum; *r r* Risse in der Cuticula u. den Cuticularschichten. V. 370. *B* Epidermis eines sechsjährigen Zweiges desselben Baumes. V. 330.

2. *Die Seiten- und Innenwände.* Nachdem wir nunmehr die Aussenwand der Epidermiszelle und ihre Theilfunctionen kennen gelernt, wollen wir auch noch den übrigen Wandungen einige Aufmerksamkeit schenken. Es interessiren uns zunächst die radialen oder *Seitenwände*, in deren Ausbildung sich zwei verschiedene physiologische Leistungen der Epidermis geltend machen.

Die eine dieser Leistungen charakterisirt die Oberhaut nach den Untersuchungen *Westermaier's* als einen »Wassergewebsmantel«, auf dessen Eigenthümlichkeiten wir bei Besprechung des Inhalts der Epidermiszellen noch näher eingehen werden. Diese Function verlangt zur Erzielung eines »blasebalg-ähnlichen« Spiels bei der Wasserabgabe und -aufnahme, sowie zur Erleichterung des Flüssigkeitsverkehrs innerhalb des epidermalen Wassergewebes, *dünne* Seitenwände. In der That zeichnen sich die radialen Wandungen der typischen Epidermiszellen durch ihre Zartheit aus und besitzen häufig zahlreiche runde oder ovale Tüpfel.

Andererseits betraut das mechanische Princip die Seitenwandungen mit der Aufgabe, den für die Epidermis nothwendigen festen Zusammenhang der einzelnen Zellen herzustellen. Die Epidermis wird nämlich überaus häufig auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen. In Folge der Gewebespannung unterliegt sie der Wirkung nicht unansehnlicher Zugkräfte, welche bei Stengelorganen sowohl

in longitudinaler, als auch namentlich in transversaler Richtung wirksam werden; durch die Biegungen der Blätter im Winde erfolgt gleichfalls eine allseitige Inanspruchnahme der Zugfestigkeit der Epidermis. Der wechselseitige Verband ihrer Zellen muss also ein möglichst fester sein und zu diesem Behufe sind die Seitenwandungen häufig gefaltet oder gewellt, wodurch die seitlichen Berührungsflächen der Zellen entsprechend vergrössert werden (Fig 28 *A*, *B*). Die einzelnen Zellen erhalten dabei einen lappigen oder zackigen Umriss, und fügen sich so aneinander, dass eine vollständige Verzahnung der Ränder eintritt, ganz ähnlich wie an den Zahnnähten der Schädelknochen. An longitudinal gestreckten Organen, wie Stengeln, Grasblättern, sind es die Längsseitenwände der gleichfalls gestreckten Epidermiszellen, welche manchmal auffallend gewellt sind.

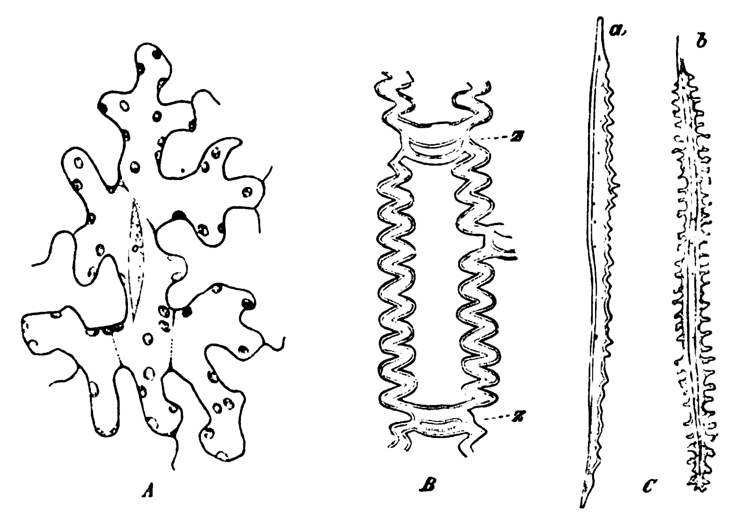


Fig. 28. *A* und *B* Epidermiszellen mit gewellten Seitenwandungen, *A* von der Blattunterseite von Impatiens parviflora. V. 420. *B* von der Blattunterseite von Festuca ovina, bei *z* halbmondförmige Zwergzellen. V. 400. *C* subepidermale mechanische Zellen mit zahnartigen Seitenfortsätzen aus der Spelze von Oryza sativa nach Höhnel; *a* einfach, *b* doppelt gesägte Zellen. V. 136.

Namentlich zeichnen sich die Gräser, eine in anatomischer Hinsicht überhaupt sehr hochdifferenzirte Pflanzengruppe, durch eine solche Verzahnung ihrer Epidermiszellen aus. An den Blättern der Dicotylen beschränkt sich die Faltung und Wellung der Seitenwandungen zumeist auf die Epidermis der Unterseite.

Wenn sich die Wellung auf die gesammte Höhe der Seitenwände erstreckt, so wird durch sie eine Aussteifung der Epidermiszellen erzielt, welche ein zu weitgehendes Collabiren bei Wasserverlust hintanhält. An zarten Blumenblättern treten an den gewellten Seitenwänden häufig auch noch rippenförmige Membranleisten auf, die sich zuweilen spalten und zu Membranfalten erweitern. Dieselben stellen dann Hohlsäulen vor, welche zwischen der Aussen- und Innenwand eingeschaltet sind und die Strebefestigkeit der Epidermis erhöhen.

Den Innenwänden der Epidermiszellen kommt die Aufgabe zu, eine hinreichend feste Verbindung der Epidermis mit den darunter liegenden Geweben herzustellen. Besondere Einrichtungen sind hierzu meist nicht nothwendig. Schon bei ganz gewöhnlichem Bau der Epidermiszellen haften dieselben häufig

so fest an dem darunterliegenden Gewebe, dass bei dem Versuche, sie abzuziehen, gewöhnlich eine bis mehrere subepidermale Zelllagen mit losgetrennt werden. Eine ganz eigenthümliche und besonders feste Verbindungsweise der Epidermis mit dem hypodermalen Gewebe hat v. Höhnel[11]) an den Spelzen verschiedener Gramineen nachgewiesen. Er fand nämlich, dass bei verschiedenen Gräsern (Oryza sativa, Sorghum vulgare, Setaria germanica, Triticum Spelta, Hordeum vulgare) die unter der äusseren Epidermis der genannten Organe befindlichen Bastzellen seitliche Fortsätze besitzen, welche wie Sägezähne aussehen. Diese Fortsätze sind in entsprechende Löcher der inneren Epidermiszellwandungen eingefügt, so dass eine vollständige Verzapfung der subepidermalen Bastzellen mit den Epidermiszellen eintritt (Fig. 28, *C*). Die Mehrzahl der Bastzellen besitzt blos eine einzige Reihe von sägezahnartigen Fortsätzen; jene Bastzellen aber, welche gerade unter den Seitenwandungen der Epidermiszellen liegen und einen dreieckigen Querschnitt besitzen, tragen an ihren beiden oberen Längskanten zwei Reihen solcher Sägezähne, welche überdies noch zahlreicher, länger und meist auch mehrfach gelappt sind.

So wie die Seitenwandungen sind gewöhnlich auch die Innenwände der Epidermiszellen zarter, dünner als die Aussenwandungen, so dass der diosmotische Stoffverkehr mit dem darunter befindlichen Gewebe ungehindert erfolgen kann. An den Laubblättern verschiedener Pflanzen (Diosmeen, Sapindaceen, Salix-, Prunus-, Cystisus-Arten, Daphne, Betula alba, Quercus pedunculata, Erica carnea u. a.) sind nach Radlkofer's Beobachtungen[12]) die Innenwände schleimig verdickt, was wohl nichts Anderes als eine besondere Form der Wasserspeicherung bedeutet (Fig. 29). In diesen Fällen übernimmt die verschleimte Membran eine Function, welche, wie wir gleich hören werden, in der typischen Epidermis dem Zellsafte zukommt.

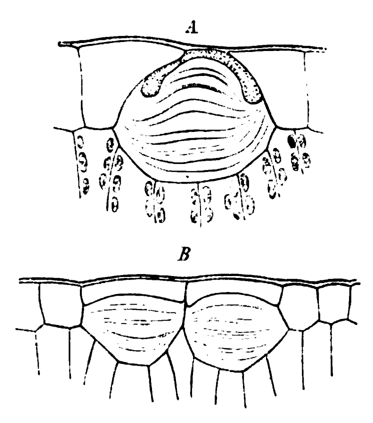


Fig. 29. Epidermiszellen mit schleimig verdickten Innenwänden; *A* von der Blattoberseite von Theobroma Cacao, *B* von der Blattoberseite von Pterocarpus saxatilis.

43. Der Zellinhalt. Die Epidermiszellen besitzen stets einen lebenden Protoplasten in Gestalt eines dünnen Plasmaschlauches, der klaren, meist farblosen Zellsaft umschliesst. Ausser dem Zellkern kommen im Protoplasten sehr häufig auch Leucoplasten (besonders bei Monocotylen) und Chlorophyllkörner vor; letztere treten um so spärlicher auf, je typischer die Epidermis ausgebildet ist und je intensiver sie beleuchtet wird. Von Stöhr[13]) wurde der grössere oder geringere Chlorophyllgehalt der Epidermis mit der verschieden grossen Intensität ihrer Durchleuchtung in directe Beziehung gebracht. Die Durchleuchtung der Epidermis auf der Blattoberseite soll eine zu intensive sein, als dass in diesem Gewebe Chlorophyllkörner dauernd bestehen könnten. Auf der Blattunterseite und an schattigen Standorten dagegen sei das Chlorophyll der Epidermis wegen der geringeren Lichtintensitäten von dauerndem Bestande. Gegen diese Erklärung lassen sich verschiedene Thatsachen namhaft machen (z. B. der Chlorophyllgehalt der

Spaltöffnungszellen), aus welchen hervorgeht, dass blosse Durchleuchtungsunterschiede unmöglich die scharfe Grenze zwischen chrorophyllloser Epidermis und chlorophyllreichem Palissadengewebe bedingen können. Der Chlorophyllmangel der Epidermiszellen ist vielmehr eine Folge der Arbeitstheilung und steht mit der Wasserspeicherung der Epidermis im Zusammenhange. Die typische Epidermis der vegetativen Organe, vor Allem der Laubblätter, ist, wie Westermaier[14]) gezeigt hat, als ein peripherer Wassergewebsmantel aufzufassen.

Eine ganze Reihe von anatomischen und physiologischen Eigenthümlichkeiten steht mit dieser Function im Zusammenhange. Die Epidermis besitzt vor Allem die Fähigkeit zur abwechselnden Speicherung und Abgabe von Wasser. Bei zu starker Transpiration des Organs giebt sie einen grossen Theil ihres wässerigen Inhaltes an die grünen Assimilationszellen ab, deren osmotische Saugkraft grösser ist, als jene der Epidermiszellen. Die Collabescenz ist demnach bei eintretendem Welken zuerst an dem epidermalen Wassergewebe wahrnehmbar: die dünnen Seitenwandungen werden wellenförmig verbogen, und die Zellen sinken dem Wasserverluste entsprechend zusammen. Bei erneuter Wasseraufnahme erfolgt dann wieder die Geradestreckung der Seitenwände. Dieses blasebalgähnliche Spiel der Epidermiszellen kann sich beliebig oft wiederholen. Dass dasselbe zu den charakteristischen Eigenschaften des epidermalen Wassergewebes gehört, kann nicht blos aus der so allgemeinen Zartheit und Biegsamkeit seiner Seitenwände erschlossen werden, es geht auch, wie Westermaier mit Recht hervorhebt, aus dem Umstande deutlich hervor, dass bei dem Vorhandensein von radialen Strebevorrichtungen, welche bei eintretender Trockenheit ein Zusammenfallen des Assimilationsgewebes verhüten, die betreffenden Strebepfeiler (Olea europaea u. A.) oder Strebewände (Kingia australis) blos bis zu den Innenwänden der Epidermis reichen. Das Zusammensinken der Epidermiszellen soll eben nicht verhütet werden.

Da es von vornherein sehr wahrscheinlich ist, dass dem epidermalen Wassergewebe an den verschiedenen Punkten der Organoberfläche unter Umständen auch verschiedene Wassermengen entzogen werden, so erscheint zum Zwecke einer leichten Zuströmung des Wassers nach den Orten des stärksten Verbrauches ein ungehinderter Wasserverkehr zwischen den einzelnen Epidermiszellen nothwendig. Diese Continuität des ganzen Systems ist in der Regel durch die geringe Dicke der Radialwände, die ja ausserdem häufig mit grossen Tüpfeln versehen sind, hinreichend gesichert. Ausserdem giebt es aber auch noch manche specielle Einrichtungen, welche zur Förderung der Continuität des epidermalen Wassergewebes bestimmt sind. Solche Einrichtungen treten namentlich über den subepidermalen Skeletsträngen auf; bei den Cyperaceen z. B. sind die über den Bastrippen der Stengel und Blätter gelegenen Epidermiszellen häufig besonders niedrig; um nun eine den Wasserverkehr hemmende gänzliche Collabescenz dieser Zellen zu verhüten, besitzen die Innenwände dieser Zellen eigenthümliche kegelförmige Vorsprünge, welche stark verkieselt sind und nach Westermaier eine Arretirvorrichtung gegen ein zu tiefes Herabsinken der Aussenwände vorstellen.

Je höher die Epidermis ist, je reichlicher sie demnach Wasser zu speichern vermag, desto mehr kommt ihre Bedeutung als Wassergewebe zur Geltung.

Verschiedene Commelynaceen, Orchideen, Begoniaceen etc. besitzen solch voluminöse Epidermiszellen. Bei Pflanzen trockener Standorte, speciell bei Wüstengewächsen, wird der Fassungsraum der Epidermiszellen häufig durch papillöse Vorstülpung der Aussenwände vergrössert, die bisweilen bis zur Ausbildung von grossen Wasserblasen führt, zu denen sich einzelne Epidermiszellen entwickeln. Hierher gehört z. B. das bekannte Mesembryanthemum crystallinum, dessen Stengel und Blätter wie von Eisperlen übersäet erscheinen (Fig. 30). Nach Volkens[15]) zeichnen sich auch noch verschiedene andere Bewohner der ägyptisch-arabischen Wüste durch den Besitz von »Wasserblasen« aus (Reseda pruinosa und arabica, Aizoon canariense u. a.). — Andererseits ist das Wasserspeicherungsvermögen der typischen, niederen Epidermiszellen zwar entsprechend geringfügig, doch deshalb nicht ganz belanglos. Um über die Leistungsfähigkeit der gewöhnlichen Epidermis als Wassergewebe wenigstens annähernd eine zahlenmässige Vorstellung zu gewinnen, habe ich für die Laubblätter einiger Holzgewächse zu berechnen versucht, welchen Bruchtheil des täglichen Transpirationsverlustes die beiderseitige Epidermis zu decken vermag, wenn sie durch Wasserabgabe an das Assimilationsgewebe auf die Hälfte ihres Volumens zusammensinkt. Indem ich bezüglich der Ausführung dieser Berechnungen auf die Anmerkung[16]) verweise, will ich an dieser Stelle blos das Ergebniss derselben mittheilen. Danach würde die Epidermis des Laubblattes von Aesculus Hippocastanum etwas über 2 Stunden lang den durchschnittlichen Transpirationsverlust des Mesophylls decken können; die Epidermis des Laubblattes von Corylus Avellana wäre dagegen blos knapp $^3/_4$ Stunden, jene von Pirus communis blos ca. 40 Minuten lang im Stande, den Transpirationsverlust des Mesophylls zu ersetzen. Daraus geht hervor, dass bei Fortdauer der durch die Spaltöffnungen vermittelten, stomatären Transpiration die Leistungsfähigkeit der gewöhnlichen Epidermis als Wassergewebe kaum in Betracht kommen könnte. Thatsächlich wird aber bei Laubblättern mit verschliessbaren Spaltöffnungen die Epidermis gar nie in die Lage kommen, die beträchtlichen Wasserverluste des Assimilationsgewebes, welche auf stomatärer Transpiration beruhen, ersetzen zu müssen. Denn bei beginnendem Welken reagiren zunächst, wie Mohl, Leitgeb u. a. gefunden haben, die Schliesszellen der Spaltöffnungsapparate durch vollständigen Spaltenschluss; die stomatäre Transpiration wird sistirt, die cuticuläre Transpiration ist aber selbst im directen Sonnenlichte meist so gering, dass der dadurch bedingte Wasserverlust verhältnissmässig ziemlich lange

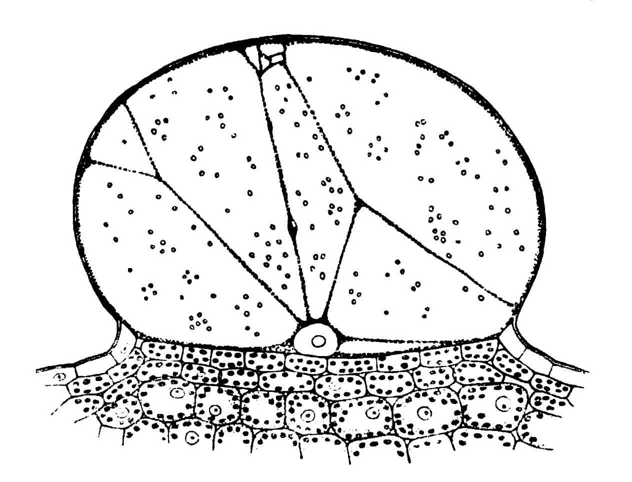


Fig. 30. Epidermale Wasserblase des Stengels von Mesembryanthemum crystallinum; Längsschnittansicht.

ausschliesslich auf Kosten der Epidermiszellen erfolgen kann. Angewelkte Blätter von Aesculus Hippocastanum, Corylus Avellana und Pirus communis geben innerhalb 24 Stunden so wenig Wasser ab, dass die bis auf die Hälfte ihres Volumens collabirenden Epidermiszellen bei Aesculus ca. $16^1/_2$, bei Corylus fast 6, bei Pirus 7 Stunden lang die Transpirationsverluste allein zu decken im Stande sind. Das Assimilationsgewebe braucht also innerhalb dieser Zeiträume nicht wasserärmer zu werden, vorausgesetzt natürlich, dass nicht die Concentration des Zellsaftes der transpirirenden Epidermiszellen so zunimmt, dass diese den angrenzenden Mesophyllzellen durch osmotische Saugung Wasser entziehen. Jedenfalls ist es also keine unbegründete Annahme, wenn man auch der gewöhnlichen, relativ niederen Epidermis die Fähigkeit zuschreibt, bei blos cuticulärer Transpiration zeitweilig als Wassergewebe zu functioniren.

Am Schlusse dieser Auseinandersetzungen über »die Epidermis als Wassergewebsmantel« ist nur noch mit einigen Worten die Stellung dieser bestimmten Function zur Gesammtfunction der Epidermis als Hautgewebe zu erörtern. Da hier ein bestimmter Fall von Stoffspeicherung (dieselbe im weiteren Sinne aufgefasst) vorliegt, so kann man das in Rede stehende Verhältniss folgendermaassen formuliren: zur eigentlichen Hauptfunction der Epidermis tritt noch die Nebenfunction der Stoffspeicherung hinzu. Man kann aber ebenso gut, und vielleicht noch unter vollständigerer Wahrung des einheitlichen Charakters der Epidermis die Function derselben als Wassergewebe als einen weiteren Ausdruck ihrer auf Schutz gegen Austrocknung abzielenden Hauptfunction ansehen, d. i. also als eine Theilfunction dieser letzteren. Jenen Schutz leistet also die Epidermis in doppelter Weise: 1) mit ihren verdickten und cutisirten Aussenwänden durch Herabsetzung der Transpiration und eventuell 2) durch Abgabe ihres wässerigen Inhaltes an die vor Wasserverlust zu schützenden Gewebe.

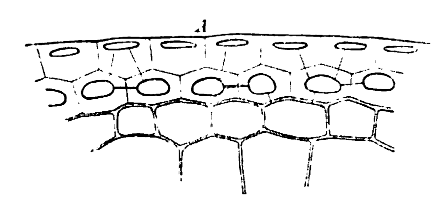
Wenn bisweilen im Zellsaft der Epidermiszellen vegetativer Organe ein Farbstoff, meist rothes bis blauviolettes Anthokyan gelöst ist, so ist eine solche Färbung der Epidermis wohl ausschliesslich auf die Beziehungen der betreffenden Organe zum Lichte zurückzuführen. In einer Anzahl von Fällen dürfte es sich hier um einen Schutz der subepidermalen Gewebe gegen zu intensive Beleuchtung handeln, wobei also die Färbung der Epidermis im Dienste ihrer Function als schützendes Hautgewebe stünde. Denn Zerstörung des Chlorophylls (nach Wiesner) und allzu sehr gesteigerte Athmung (nach Pringsheim) sind die Folgen einer zu starken Intensität der Beleuchtung, welche durch die gefärbte Epidermis wie durch einen rothen Schirm gedämpft wird. Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen verschiedene Thatsachen. Schon H. v. Mohl [17]) hat auf die häufige Röthung junger Triebe und Keimpflanzen aufmerksam gemacht, in welchen das erst im Entstehen begriffene Chlorophyll der Zerstörung durch das Licht besonders ausgesetzt ist. Die Rothfärbung durch Anthokyan tritt ferner sehr häufig als Winterfärbung ausdauernder Blätter auf, deren Chlorophyll im Winter deshalb eines ausgiebigeren Schutzes gegen die zerstörende Wirkung des Lichtes bedarf, weil bei niederer Temperatur keine nennenswerthe Neubildung von Chlorophyll stattfindet. Dagegen kann die Roth- oder Violettfärbung der Laubblattunterseiten verschiedener Schattenpflanzen natürlich nicht von diesem Gesichtspunkte aus gedeutet werden; v. Kerner vermuthet, dass in diesen Fällen ein Theil der sonst aus dem Blatte austretenden

Lichtstrahlen durch Absorption seitens des Anthokyans in Wärme umgewandelt und so der Pflanze noch dienstbar gemacht wird. Einer experimentellen Prüfung sind diese Annahmen bisher blos von Kny unterzogen worden. Derselbe fand, dass eine alkoholische Chlorophylllösung hinter einem mit Anthokyanlösung gefüllten doppelwandigen Glasgefässe erheblich später missfarbig wurde, als hinter einem mit farblosem Zuckerrüben-Decoct gefüllten Gefässe. Ferner konnte er feststellen, dass sich gleichgrosse Quantitäten von rothen und grünen Blättern derselben Species (Fagus silvatica, Corylus Avellana etc.) bei directer Besonnung ungleich stark erwärmten und zwar mit wenigen Ausnahmen in dem Sinne, dass die Temperatur in dem mit rothen Blättern gefüllten Gefässe im Maximum um 4° mehr betrug, als in dem mit grünen Blättern gefüllten. Jedenfalls sind noch weitere Experimente erwünscht, um die obigen Annahmen zu prüfen.

Sehr häufig enthalten die Epidermiszellen beträchtliche Gerbstoffmengen [18], besonders in überwinternden Blättern. Warming ist geneigt, darin ein Schutzmittel gegen Austrocknung zu erblicken, welcher die arktisch alpinen Pflanzen bei mangelnder Schneebedeckung leicht ausgesetzt sind. Stahl dagegen erblickt darin in erster Linie ein Schutzmittel gegen Schneckenfrass. Auch gegen die Angriffe von Schmarotzerpilzen könnte der Gerbstoffgehalt der Oberhaut Schutz gewähren.

B. Die mehrschichtige Epidermis.

Wenn die Pflanze zur Ausbildung ihrer Oberhaut mehr als blos eine Zelllage verwendet, so ist dies wohl immer als eine Folge gesteigerter Ansprüche an die Leistungsfähigkeit der Epidermis aufzufassen. Diese Steigerung kann sich entweder blos auf die Festigkeit der Epidermis beziehen, oder auf ihre Eigenschaft als Wasserversorgungssystem.



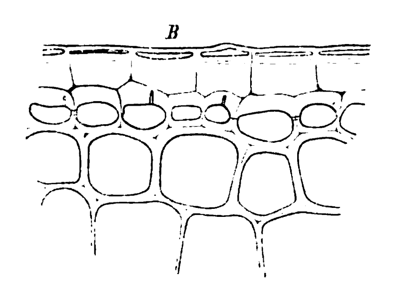


Fig. 31. *A* Epidermis der Laubblattoberseite von Billbergia viridiflora; *B* desgleichen von Vriesea sp.

Bei den meisten Bromeliaceen findet man an den Laubblättern eine zweischichtige Epidermis vor. Die äussere Zelllage besitzt nur schwach verdickte, doch stark cutinisirte Aussenwände. Die Innenwandungen dagegen sind meist so stark verdickt, dass die Zelllumina blos schmale Spalten bilden. Die Wände der zweiten Zellschicht sind entweder ringsum gleichmässig verdickt (Fig. 31 *A*), oder die Aussenwände zeichnen sich durch etwas grössere Dicke aus und bilden dann mit den Innenwänden der äusseren Lage einen besonders dicken und festen Membrancomplex (Fig. 31 *B*). Da derselbe in seiner ganzen Ausdehnung des Cutins entbehrt, so hat er vor Allem Festigkeitsansprüchen zu genügen, der Transpirationsschutz wird so gut

wie ausschliesslich durch die cutinisirten Aussenwände der ersten Zelllage gewährt. Zwei Theilfunctionen, welche bei der einschichtigen Epidermis von der verdickten und zugleich cutinisirten Aussenwand besorgt werden, erscheinen demnach in der zweischichtigen Epidermis der Bromeliaceen auseinandergelegt und auf die verschiedenen Membranpartien von zwei Zellschichten vertheilt. Die Function der Wasserspeicherung seitens der Epidermis entfällt, da die Bromeliaceen-Laubblätter ohnehin mit Wassergewebe reichlich versehen sind.

Viel häufiger ist es aber gerade diese Function, welche die Mehrschichtigkeit der Epidermis bedingt. Als Vorstufe dazu kann es gelten, wenn blos einzelne Epidermiszellen (Tradescantia zebrina) oder eine grössere Anzahl derselben (Blattunterseite von Passerina ericoides, Stengel von Ephedra-Arten) durch je eine Tangentialwand getheilt werden. Zweischichtig wird auf diese Weise die Epidermis der Blattoberseite von Peperomia arifolia, 2—4schichtig jene von Begonia manicata, Peperomia blanda u. a. Solche Fälle bilden dann bereits den Uebergang zur Ausbildung eines mehr- bis vielschichtigen epidermalen Wassergewebes, wie es bei verschiedenen Piperaceen, Begoniaceen und Ficus-Arten durch tangentiale Theilungen im Protoderm zu Stande kommt. Da die entwickelungsgeschichtliche Herkunft für die physiologische Bedeutung eines Gewebes nicht maassgebend ist, so sind auch jene Fälle hierherzuzählen, in welchen das periphere Wassergewebe durch entsprechende Ausbildung einiger Zelllagen des Grundmeristems entsteht (Scitamineen, Palmen, Orchideen etc.).

Da im peripheren mehrschichtigen Wassergewebe, mit Ausnahme der oberflächlichen Zelllage, die Function der Wasserspeicherung zur alleinigen Hauptfunction wird, so soll dasselbe, um Wiederholungen zu vermeiden, erst im Abschnitte über das Speichersystem eingehender besprochen werden.

C. Die Anhangsgebilde der Epidermis[19].

(Trichome.)

An den meisten Pflanzen wächst eine grössere oder geringere Anzahl von jugendlichen Epidermiszellen gewöhnlich einzeln, selten gruppenweise zu sehr verschiedenartig geformten ein- oder mehrzelligen Anhangsgebilden aus, welche man unter den morphologischen Begriff der Trichome zusammenfasst oder auch als Haarbildungen im weitesten Sinne des Wortes bezeichnet. In der Mehrzahl der Fälle sind nämlich diese Auswüchse der Epidermis haarförmig, wenn sie auch andererseits nicht selten die Gestalt von Schuppen, Stacheln, Warzen oder Blasen besitzen.

Man kann sich eine ungefähre Vorstellung von der überaus grossen Formenmannigfaltigkeit der Trichombildungen machen, wenn man bedenkt, dass dieselben, von den Thallophyten aufwärts, nur wenigen Pflanzenfamilien vollständig oder fast gänzlich fehlen (so unter den Phanerogamen den Coniferen, Potameen und Lemnaceen), dass es fast gar keine physiologische Leistung giebt, welche sie nicht übernehmen könnten, und dass endlich selbst ein und dasselbe Organ oft mehrerlei epidermale Anhangsgebilde aufweist.

Im einfachsten Falle ist das Trichom nichts Anderes, als eine schlauchartige Ausstülpung der Aussenwand einer Epidermiszelle. Als Beispiel seien die

Wurzelhaare erwähnt, ferner die gegabelten und verzweigten Haare der Cruciferen (Fig. 32). In der Mehrzahl der Fälle ist aber die Trichombildung von Zelltheilungen begleitet; der erste dieser Theilungsvorgänge hat gewöhnlich eine Scheidung des in der Epidermis steckenden »Fussstückes« vom eigentlichen Körper des Trichoms zur Folge. Zuweilen findet blos diese eine Zelltheilung statt. Viel häufiger aber werden die Trichome mehr- und vielzellig, indem sie sich zu Zellfäden (ev. verzweigten Haaren), Zellflächen (Schuppen) oder selbst zu Zellkörpern (Zotten, Warzen, Hautstacheln) ausbilden. Der Fuss des Haargebildes befindet sich entweder im gleichen Niveau, wie die übrigen Epidermiszellen, oder am Grunde einer grübchenartigen Einsenkung der Oberfläche, nicht selten auch am Scheitel einer Emergenz, die von dem subepidermalen Gewebe gebildet wird. Die den Fuss umgebenden Epidermiszellen weichen sehr oft von den übrigen durch ihre Form, zuweilen auch durch die Beschaffenheit ihrer Wände ab und umgeben als »Nebenzellen« kranz- oder rosettenartig den Fuss des Haares.

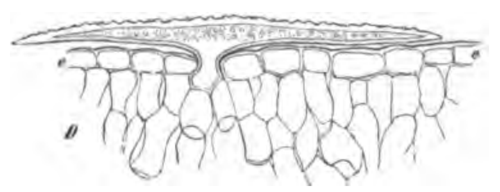


Fig. 32. Einzelliges Spindelhaar der Blattunterseite von Cheiranthus Cheiri. Nach de Bary. (De Bary, Vgl. Anatomie.)

Je nach ihrer Function weisen die Haarbildungen lebende Plasmakörper auf, oder sie bestehen aus abgestorbenen Zellen. Auch die Beschaffenheit der Zellwände hängt natürlich ganz von den physiologischen Leistungen dieser Organe ab.

Schon oben wurde erwähnt, dass die Trichome sehr verschiedenartigen Functionen angepasst sind, zum nicht geringen Theile auch solchen Functionen, welche mit den Aufgaben der Epidermis gar nichts gemein haben. So giebt es Wasser absorbirende und ausscheidende Trichome, überaus mannigfaltig gebaute Drüsenhaare, mechanischen Zwecken dienende Haargebilde, wie die Haft- und Kletterhaare und die federartigen Haarbildungen an Samen und Früchten, welche als Flugapparate fungiren, endlich auch reizpercipirende Haare. Es ist demnach begreiflich, dass die anatomisch-physiologische Betrachtungsweise blos jene Haarbildungen als zur Epidermis gehörig betrachten kann, welche dieses Gewebe in seiner Aufgabe als schützendes Hautgewebe unterstützen. Nur sie können in diesem Abschnitte besprochen werden.

Vor Allem fällt hier in Betracht, dass durch einen Haarüberzug die Transpiration der betreffenden Organe herabgesetzt und so die Gefahr der Austrocknung verringert wird. Es ist ja ohne Weiteres einleuchtend, dass ein dichter Ueberzug von trockenen Haaren wie ein Schirm wirken muss, welcher das betreffende Organ vor directer Insolation und ihrer transpirationsteigernden Wirkung schützt. Auch verzögert derselbe den Luftwechsel über der transpirirenden Fläche und verringert auch aus diesem Grunde die Transpiration.

Diese beiden Momente müssen natürlich bei Beurtheilung des Transpirationsschutzes, welchen ein dichter Haarüberzug gewährt, entsprechend auseinandergehalten werden. Wenn wir in Uebereinstimmung mit obiger Annahme bei vielen Steppen- und Wüstenpflanzen, ferner bei vielen Vertretern der mediterranen und Hochgebirgsflora eine dichte Behaarung wahrnehmen und zwar auch

jener Blattseiten, welche direct besonnt werden, so wirkt hier der Haarüberzug in erster Linie als Lichtschirm. Wenn sich dagegen der Haarfilz bei dorsiventralem Bau des Blattes auf die beschattete Seite beschränkt, welche die Spaltöffnungen trägt, d. i. gewöhnlich die morphologische Unterseite des Blattes, so setzt derselbe durch Erschwerung des Gaswechsels, durch Schaffung eines »windstillen« Raumlabyrinthes die Transpiration herab. Das Gleiche gilt für die Behaarung vieler arktischer Pflanzen, sowie auch vieler Vertreter der Paramovegetation in den venezolanischen Anden, wo die Gefahr der Austrocknung nicht durch die Insolation, sondern durch heftige, und in den arktischen Gegenden überaus trockene Winde gegeben ist.

Ueber die Leistungsfähigkeit eines wolligen oder filzigen Haarkleides als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration liegen exacte Versuche bis jetzt nicht vor. Um wenigstens ein Beispiel anführen zu können, habe ich mit den beiden ausgewachsenen, nahezu gleichgrossen Blättern eines Blattpaares von Stachys lanata, welche beiderseits mit einem sehr dichten, wolligen Haarüberzuge versehen sind, nachstehenden Versuch durchgeführt. Beide Blätter wurden unterseits mit Cacaowachs überzogen, und von einem Blatte das oberseitige Haarkleid mittelst einer gekrümmten Scheere vorsichtig entfernt. Nach Einkittung der kurzen Blattstiele in mit Wasser gefüllten Glasfläschchen transpirirten die Blätter 24 Stunden lang im Laboratorium bei einer Temperatur von 20—25° C. ohne von der Sonne beschienen zu werden. Der Transpirationsverlust des behaarten Blattes betrug 0,646 g, der des geschorenen 0,915 g. Die Verdunstungsgrössen beider Blätter verhielten sich also wie 100 : 142. Nun wurden die Blätter eine Stunde lang der directen Insolation ausgesetzt, wobei die Sonne allerdings ca. 20 Minuten hindurch von leichten Wolken umschleiert war. Der Transpirationsverlust des behaarten Blattes betrug jetzt 0,08 g, der des geschorenen 0,167 g. Dies entspricht dem Verhältniss von 100 : 209[20]). Die Transpirationsgrösse des behaarten Blattes erscheint also bei directer Insolation um mehr als die Hälfte herabgesetzt, und zwar handelt es sich hierbei vorzugsweise um die stomatäre Transpiration, da auch die behaarte Blattoberseite zahlreiche Spaltöffnungen trägt. Man sieht also, dass ein dichtes wolliges Haarkleid bei directer Besonnung in der That einen sehr ausgiebigen Transpirationsschutz gewährt. Geringer, aber noch immer ansehnlich genug ist derselbe bei diffuser Beleuchtung, wobei ja hauptsächlich blos die Erschwerung des Luftwechsels in Betracht kommt.

Ein dichter Haarüberzug wird übrigens in manchen Fällen auch noch in anderer Hinsicht als Schutzmittel dienen. In Wüsten und Steppen dürfte er einen Schutz gegen die starke nächtliche Wärmestrahlung darbieten; bei sich entfaltenden Blättern kann er, wie Wiesner betont hat, den sich entwickelnden Chlorophyllapparat vor den schädlichen Folgen directer Besonnung schützen. Solche Haarüberzüge der Blattoberseite gehen dann später oft spurlos verloren; ein auffallendes Beispiel hierfür sind die Blätter von Tussilago farfara.

Die Art der Ausbildung der Haarüberzüge, welche den Pflanzen einen Schutz gegen meteorologische Einflüsse verschiedener Art gewähren, ist überaus mannigfaltig. Meist handelt es sich um mehrzellige Haare, welche verzweigt oder unverzweigt sein können. Wenn sie der Blattoberfläche in einer Richtung dicht anliegen, so bilden sie oft einen seidenglänzenden Ueberzug (Convolvulus

cneorum, nitidus etc.), wenn sie unregelmässig gewunden, gekrümmt oder korkzieherförmig gedreht sind, so kommt ein wolliges oder filziges Haarkleid zu Stande (Gnaphalium Leontopodium, Banksia stellata u. v. a.) (Fig. 33). Durch wechselseitige Verschränkung, Verhäkelung und Umrankung wird so sehr häufig ein ungemein dichter und fester Haarfilz gebildet. Eine besonders zweckmässige Ausgestaltung dieses Haarkleides hat Goebel[21]) bei der Compositen-Gattung Espeletia beschrieben, welche zur venezolanischen Paramovegetation gehört. Die unverzweigten, auf beiden Blattseiten auftretenden Haare steigen zunächst rechtwinklig zur Blattfläche an, beschreiben dann eine sehr flache Schraubenwindung, steigen wieder steiler an, worauf eine zweite flache Windung folgt, u. s. w. Dadurch, dass bei allen Haaren die flachen Schraubenwindungen annähernd in einer Ebene liegen, kommt eine regelmässige Schichtung des Haarfilzes zu Stande. Dichtere Zonen wechseln mit lockeren Schichten ab, wodurch der Luftwechsel immer wieder auf's Neue erschwert wird. Man sieht leicht ein, dass dies eine besonders vortheilhafte Einrichtung gegen die austrocknende Wirkung der heftigen Winde vorstellt, welche auf den Paramos herrschen. — Mehr oder minder dichte Ueberzüge werden ferner von Sternhaaren und Büschelhaaren gebildet, welch letztere derart entstehen, dass die Initialzelle des Haares durch eine Anzahl antikliner Wände getheilt wird, worauf dann jede Zelle zu einem Haare auswächst; das ganze Büschel besitzt ein gemeinsames Fussstück; Beispiele hierfür liefern die Malvaceen, Cistineen, Croton-Arten u. a. Endlich werden bei manchen Pflanzen die schützenden Haarüberzüge von kurzgestielten Schild- oder Schuppenhaaren gebildet, wie sie besonders schön und typisch entwickelt bei Oleaceen und Elaeagneen zu beobachten sind (Fig. 34).

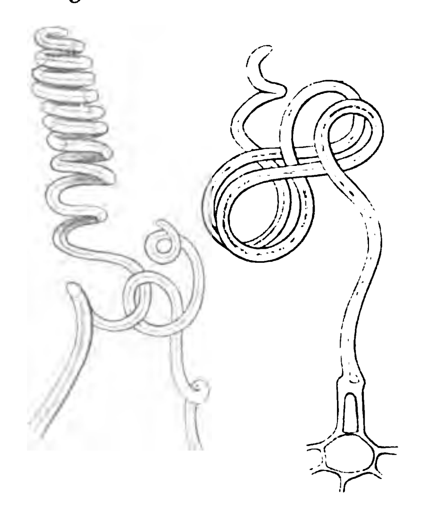


Fig. 33. Schraubig gewundene oder Schlingen bildende Filzhaare der Blattunterseite von Banksia stellata.

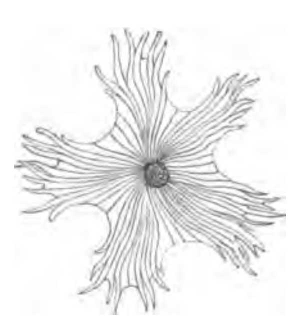


Fig. 34. Schuppenhaar der Laubblattoberseite von Hippophaë rhamnoides.

Gehen wir jetzt zu jenen Haarbildungen über, welche als Schutzmittel gegen die Angriffe von Thieren dienen, so tritt uns auch hier eine grosse Mannigfaltigkeit und in manchen Fällen ein besonders zweckmässiger Bau entgegen. Die hierher gehörigen Haargebilde lassen sich, wenn wir von den Drüsenhaaren absehen (welche des Zusammenhanges halber erst im Abschnitt über die Secretionsorgane zu besprechen sind), in zwei Gruppen theilen. Zur ersten Gruppe gehören jene Haare, welche blos durch mechanische Verletzung wirken, während in der zweiten Gruppe auch noch eine Giftwirkung hinzutritt und dann die Hauptrolle spielt.

Durch mechanische Verletzung wirken die steifen, spitzen Borstenhaare, deren Wände häufig verkalkt oder verkieselt sind und nach aussen vorspringende Knötchen und Höcker besitzen, welche das Festsitzen der in die Weichtheile des Thieres eingedrungenen Haare begünstigen (Fig. 30). Die Asperifolien und viele Cruciferen sind durch solche »Feilhaare«, wie sie von Stahl bezeichnet werden, gegen das Aufkriechen von Schnecken und Raupen, sowie gegen die Angriffe von Weidethieren vortrefflich geschützt. Noch wirksamer sind die mit zahlreichen Widerhaken versehenen Angelborsten der Opuntien.

Zu den zweckmässigsten Schutzmitteln der Pflanzen gegen die Thierwelt gehören aber unstreitig die Brennhaare[22], welche bei den Urticaceen, den Loasaceen, bei Jatropha (Euphorbiacee) und Wigandia (Hydroleacee) angetroffen werden.

Jedes typisch gebaute Brennhaar besteht aus einer einzigen grossen plasmareichen Zelle, welche mit ihrem unteren blasig erweiterten Ende, dem Bulbus, in eine becherartige Emergenz eingesenkt ist (Fig. 35). Die Wände des Haares sind bis zum Bulbus hinab verdickt und spröde; bei den Urtica-Arten wird die Steifheit und Sprödigkeit der Membran im oberen Theil des Brennhaares hauptsächlich durch Verkieselung, im unteren durch Verkalkung bewirkt. Bei den Loasaceen beruht sie ausschliesslich auf Verkalkung, bei Jatropha auf starker Verholzung der Wände. Von besonderem Interesse sind nun die zweckmässigen mechanischen Einrichtungen im Bau der Brennhaarspitzen, welche von mir genauer studirt worden sind. Bei allen typisch gebauten Brennhaaren endigt die Spitze mit einer kleinen köpfchenförmigen Anschwellung, die schon bei leiser Berührung leicht abbricht, worauf die geöffnete Spitze in die Schleimhaut des Thieres eindringen kann (Fig. 36, *A*, *B*). Das schief aufsitzende Köpfchen ist von mehr oder minder kugelförmiger oder eiförmiger Gestalt; bei den Loasaceen ist es gewöhnlich so klein, dass es sich von dem übrigen Theil des Haarendes gar nicht abgliedert (Fig. 36, *G*). Betrachtet man das Köpfchen in der Seitenansicht, so fällt sofort die ungleichmässige Verdickung seiner Wände auf. Bei Urtica dioica bemerkt man an der convexen Seite knapp über der schwachen, halsartigen Einschnürung des Halsendes eine schmale verdünnte Stelle, welche sich von den verdickten Wandungstheilen häufig sehr scharf abhebt (Fig. 36, *A*). Auf der concaven Seite bleibt die Wandung gleichfalls dünner, doch ist der Dickenunterschied hier nicht so gross, die dünne Stelle ist bedeutend breiter und geht allmählich in die stärker verdickten Wandpartien über. Ganz ähnlich sind die Brennhaarspitzen von Loasa papaverifolia gebaut; auf der concaven Seite zeichnet sich die verdünnte Zellwandpartie, welche mehr oder minder weit hinabreicht, durch besondere Zartheit aus (Fig. 36, *G*).



Fig. 35. Brennhaar von Urtica urens.

Es ist nun für die Function des Brennhaares von Wichtigkeit, dass das normale Abbrechen des Köpfchens stets in einer Verbindungslinie dieser dünnwandigen Stellen von statten geht. Die Abbruchstelle ist also durch den Bau der Wand genau vorgezeichnet. Durch diese Einrichtung wird aber nicht blos

das Abbrechen des Köpfchens erleichtert; sie bezweckt überdies, der in den berührenden Körper eindringenden Haarspitze eine für diesen Zweck möglichst günstige Gestalt zu geben. Dadurch, dass das Abbrechen nicht querüber, sondern stets schief abwärts zu erfolgt, wird zunächst eine überaus scharfe, lanzettähnliche Spitze geschaffen, unterhalb welcher erst in seitlicher Lage die Oeffnung auftritt, aus welcher die giftige Substanz in die Wunde entleert wird (Fig. 36, *B*). So erscheint die geöffnete Brennhaarspitze nach demselben Modell construirt wie die sog. Einstichcanülen, mit welchen der Arzt die subcutanen Injectionen vornimmt, oder wie die hohlen Giftzähne von Schlangen.

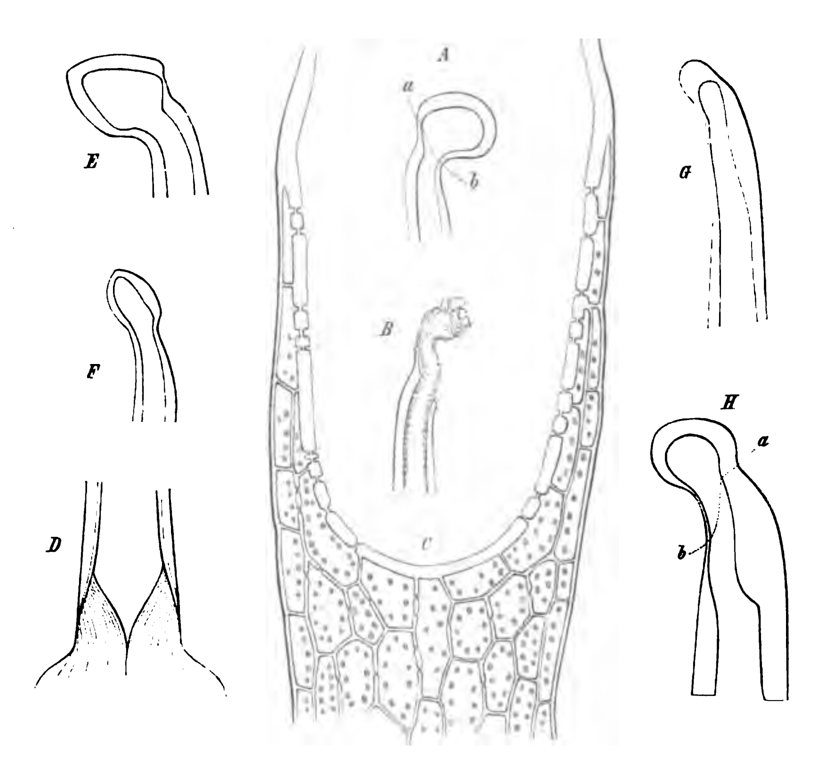


Fig. 36. Bau der Brennhaare; *A* Urtica dioica, *a*—*b* Abbruchlinie des Köpfchens; *B* geöffnete Brennhaarspitze von Urtica dioica; *C* Längsschnitt durch den Bulbus des Brennhaares von Urtica dioica; *D* basaler Theil der Brennhaarzelle von Urtica dioica nach Behandlung mit Schwefelsäure; die verkieselten Membrantheile quellen nicht auf; *E* Brennhaarspitze von Urtica pilulifera; *F* desgl. von Laportea gigas; *G* desgl. von Loasa papaverifolia; *H* desgl. von Jatropha stimulata, *a*—*b* Abbruchlinie des Köpfchens.

Bei Loasa papaverifolia und Jatropha stimulata ist jene Partie der Zellwand, welche nach dem Abbrechen des Köpfchens die scharfe Spitze bildet, noch ansehnlich stärker verdickt, als die weiter rückwärts gelegenen Zellwandpartien (Fig. 36, *G*, *H*). Bei Jatropha stimulata ist zwar auf der concaven Seite des Haarendes die verdünnte Membranpartie sehr deutlich ausgeprägt, dagegen fehlt sie auf der convexen Seite. Das Abbrechen erfolgt hier stets an der Einschnürungsstelle unter dem Köpfchen, dort wo die Verdickungsschichten der Membran eine scharfe Knickung erfahren haben. In phylogenetischer Hinsicht ist es von Interesse, dass innerhalb derselben Familie verschiedene Uebergangsformen zwischen

noch unvollkommen gebauten Brennhaarspitzen und dem besprochenen zweckmässig construirten Bautypus zu beobachten sind (Fig. 36, *E*, *F*).

Was nun die giftige Substanz anlangt, welche aus dem geöffneten Brennhaar in die Wunde entleert wird, so habe ich nachgewiesen, dass es sich hierbei nicht um Ameisensäure handelt, wie man früher fast allgemein annahm. Dagegen spricht schon die Thatsache, dass bei einigen tropischen Urtica-Arten (U. stimulans auf Java, U. urentissima auf Timor u. a.) der Stich der Brennhaare von überaus heftigen Giftwirkungen begleitet wird, welche unmöglich der Ameisensäure zugeschrieben werden können. Heftige, lang andauernde Schmerzen, starrkrampfähnliche Zustände, ja selbst der Tod sind die Folgen einer derartigen Verletzung. Nach den Untersuchungen, welche ich über das Brennhaargift von Urtica dioica angestellt habe, besteht dasselbe aus einer im Zellsaft gelösten eiweissähnlichen Substanz, welche sich in Bezug auf manche Eigenschaften, speciell die Löslichkeitsverhältnisse, den ungeformten Fermenten oder Enzymen anschliesst.

Hinsichtlich des Vorganges der Entleerung des giftigen Zellinhalts ist zu bemerken, dass zur reichlichen Ejaculation bereits die Turgorspannung der nicht verkieselten oder verkalkten Membran des unteren Haarendes, des Bulbus, genügt. Wenn man, wie bereits Duval-Jouve gezeigt hat, das Köpfchen eines Nessel-Brennhaares mit einer Nadelspitze berührt und abbricht, so tritt aus der Oeffnung sofort ein kleines Tröpfchen Zellsaft aus. Bisweilen wird dasselbe förmlich ausgespritzt. Zweifelsohne trägt aber auch der Druck, welchen der Bulbus des Brennhaares durch den berührenden Körper erfährt, zur Entleerung des Zellsaftes bei. Dies geht u. a. schon daraus hervor, dass man sich mit ein- und demselben Brennhaare zweimal hintereinander in wirksamer Weise stechen kann. Beim zweiten Stiche ist selbstverständlich die Mitwirkung der Turgorspannung ausgeschlossen.

Die den Becher des Nessel-Brennhaares bildenden Zellen zeichnen sich durch einen beträchtlichen Chlorophyllgehalt aus und sind wahrscheinlich als ein localer Assimilationsapparat des Brennhaares aufzufassen. Hierfür spricht auch der Umstand, dass an den verdickten Seitenwänden des Bulbus zahlreiche Tüpfel auftreten, welche auf einen lebhaften Stoffverkehr zwischen der Brennhaarzelle und den Zellen des Bechers hindeuten (Fig. 36, *C*).

Bei vielen Pflanzen sind blos die jüngeren Blätter mit einem schützenden Haarüberzug versehen, während das ausgewachsene Blatt eines solchen entbehrt. Besonders gilt dies für die Oberseite der Laubblätter (Tussilago farfara, Petasites niveus u. a.). Ob der Haarverlust blos deshalb eintritt, weil er nach vollständiger Ausbildung der Cuticula und Cuticularschichten, sowie des Chlorophyllapparats überflüssig geworden ist, oder auch deshalb, weil er dem assimilirenden Blatte zu viel Licht entziehen, oder seine Functionen sonstwie beeinträchtigen würde, lässt sich kaum mit Sicherheit entscheiden. Aus eingehenden Untersuchungen, welche Rob. Keller[23]) über die Erscheinung des normalen Haarverlustes angestellt hat, geht hervor, dass sich dieser Vorgang auf zweierlei Art abspielt. Bei einzelligen Haaren, zuweilen auch bei mehrzelligen, bricht das Haar knapp über seiner Insertionsstelle ab, der Fuss des Haares wird geöffnet. Die an denselben angrenzenden Wände sind meist schon vorher verdickt und cutinisirt worden; zuweilen nehmen sie ganz den Charakter typischer Epidermis-

aussenwände an. Besondere Einrichtungen, die das Abbrechen erleichtern, oder seine Stelle vorzeichnen, sollen, kommen nach Keller nur selten vor. Bei Coscinium Blumeanum fand ich die abfallenden einzelligen Haare der Laubblattoberseiten gegen die Basis zu auffallend verschmälert. Bei den einzelligen T-förmigen Haaren von Banisteria zeigt eine verdünnte Wandpartie die Bruchstelle an. Mehrzellige Haare werden in der Regel abgeworfen, d. h. es findet ein Ablösungsvorgang statt, indem sich die Querwand, welche die Fuss- oder Stielzelle von dem abfallenden Haarkörper trennt, in ihrer ganzen Ausdehnung spaltet. Schon vor der Trennung erfolgt die Cutinisirung jener Membranlamellen, welche später blosgelegt werden. Auf die verschiedenen Modificationen dieses Abschlusses durch Cutinisirung und event. auch durch Zellwandverdickung, wie sie bei verschiedenen Papilionaceen, Proteaceen und Compositen etc. zu beobachten sind, ist hier nicht näher einzugehen. Auch unter absterbenden Drüsenhaaren findet nicht selten ein derartiger Abschluss statt (Fig. 37), durch welchen die Continuität des Hautgewebes gewahrt bleibt, und so eine local zu sehr gesteigerte Transpiration, besonders aber das leichte Eindringen von Schmarotzerpilzen verhütet wird.

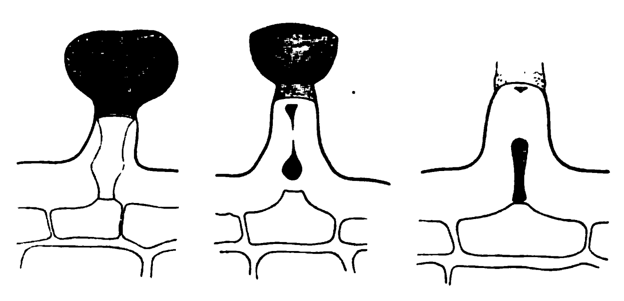


Fig. 37. Abschluss der Epidermis unter alternden Drüsenhaaren auf der Laubblattoberseite von Rosmarinus officinalis. Die Seitenwände der Stielzelle verdicken sich so stark, dass das Lumen theilweise ganz verschwindet. Nach dem Abfallen des Drüsenköpfchens bleibt dann eine dickwandige Papille übrig.

III. Das Periderm.

Die Epidermis kann älteren, mehrjährigen Pflanzenorganen aus einem doppelten Grunde nicht genügen. Erstens bildet sie ein verhältnissmässig doch zartes Hautgewebe, welches grössere Organe, wie die Stämme und Aeste der Holzpflanzen, nicht mehr ausreichend schützt, und zweitens kann die Epidermis als Dauergewebe nur in seltenen Fällen dem Dickenwachsthum der Organe durch eigenes Wachsthum derart folgen, dass sie nicht bald zersprengt und zerrissen wird. Die Epidermis hat daher durch ein resistenteres, stärkeres Hautgewebe ersetzt zu werden, welches ausserdem die Fähigkeit besitzen muss, sich stets auf's neue zu regeneriren, damit das betreffende Organ in jedem Stadium des Dickenwachsthums von einem schützenden Hautgewebe umkleidet wird. Zwei verschiedenartige Anforderungen, welche die Epidermis derart zu erfüllen im Stande ist, dass ihre Zellen einestheils verdickte und cuticularisirte Aussenwandungen und anderntheils lebende Plasmakörper besitzen, steigern sich auf der nächst höheren Stufe der Ausbildung des Hautsystems in solcher Weise, dass eine Gewebeart nicht mehr ausreicht und nothwendiger Weise das Princip der Arbeitstheilung zur Geltung kommen muss. Das Periderm, wie wir das in

Rede stehende Hautgewebe nennen, besteht demnach aus zwei Gewebearten: einem Dauergewebe, dem Kork, dessen Aufgabe es ist, die darunter liegenden Gewebe vor zu grosser Wasserverdunstung, vor mechanischen Verletzungen und anderen Beschädigungen zu schützen, und einem Bildungsgewebe, dem Phellogen, welchem die Aufgabe der fortwährenden Regeneration des todten, in Folge des Dickenwachsthums immer wieder zerreissenden Korkgewebes zukommt.

A. Der Kork[24]).

Die einzelne Korkzelle ist meist von prismatischer resp. tafelförmiger Gestalt mit 4—6seitiger Grundfläche. Die Zellwand ist ringsum mehr oder weniger stark verdickt, und zwar meist gleichmässig; selten besitzt die äussere Wand (Salix, Zanthoxylon fraxineum, Cytisus Laburnum, Fig. 38) oder die innere (Mespilus germanica, Viburnum opulus) eine grössere Dicke. Nach den Untersuchungen de Bary's, welche von Höhnel vielfach erweitert wurden, besteht die Korkzellmembran gewöhnlich aus drei verschiedenen Lamellen. Zu innerst liegt eine (bisweilen verholzte) Celluloseschicht, dann folgt nach aussen eine verkorkte Lage, die sogen. Suberinlamelle, welcher die ganze Zellwand ihre physiologisch wichtigen Eigenschaften verdankt, und nach dieser kommt dann noch die Grenz- oder Mittellamelle, welche entweder die Reactionen der Cellulose zeigt oder gleichfalls verholzt ist. Bei dünnen Zellmembranen kann die innere Celluloseschicht auch fehlen, und dann sind jene bis auf die Mittellamelle total verkorkt.

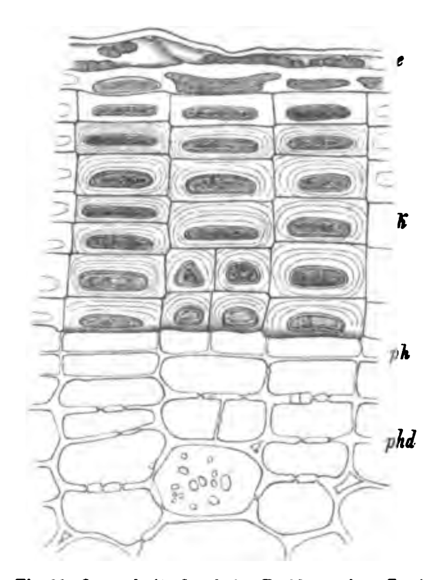


Fig. 38. Querschnitt durch das Periderm eines Zweiges von Cytisus Laburnum (im Winter), *e* die abgestorbene Epidermis (mit Pilzsporen), *k* die Korkzelllagen, *ph* Phellogen, *phd* Phelloderm.

Die früher allgemein herrschende Ansicht, dass die als Suberin bezeichnete, wahrscheinlich fettartige Substanz den secundären Verdickungsschichten der Cellulosemembran (der Suberinlamelle) eingelagert sei, ist in neuerer Zeit von Gilson und van Wisselingh bestritten worden. Die genannten Forscher stellen das Vorhandensein von Cellulose in den verkorkten Membranschichten ganz in Abrede. Was die chemische Beschaffenheit des Suberins betrifft, so ist von Kügler, Gilson und v. Wisselingh aus dem Kork von Quercus Suber die Phellonsäure isolirt worden, neben welcher nach Gilson noch zwei andere Säuren, die Suberinsäure und die Phloionsäure auftreten. Ob diese Säuren in der verkorkten Membran als Glycerinester enthalten sind, wie Kügler und v. Wisselingh annehmen, oder ob das Suberin aus zusammengesetzten Aethern oder Condensations- resp. Polymerisationsproducten der

verschiedenen Säuren besteht, wie Gilson will, ist noch nicht sichergestellt. Wie von Höhnel gezeigt wurde, kann die Suberinlamelle auch verkieselt sein; dabei ist bemerkenswerth, dass in der Regel nur solche Arten verkieselte Korke aufweisen, die auch in der Epidermis viel Kieselsäure enthalten.

Von den sonstigen Eigenschaften der Zellwände, welche mit der Function des Korkes in Beziehung stehen, wäre noch erwähnenswerth, dass Tüpfelcanäle sehr selten sind und dass sie nach v. Höhnel blos in der (inneren) Celluloselamelle vorkommen, niemals aber die Suberinlamelle durchsetzen; erstere ist

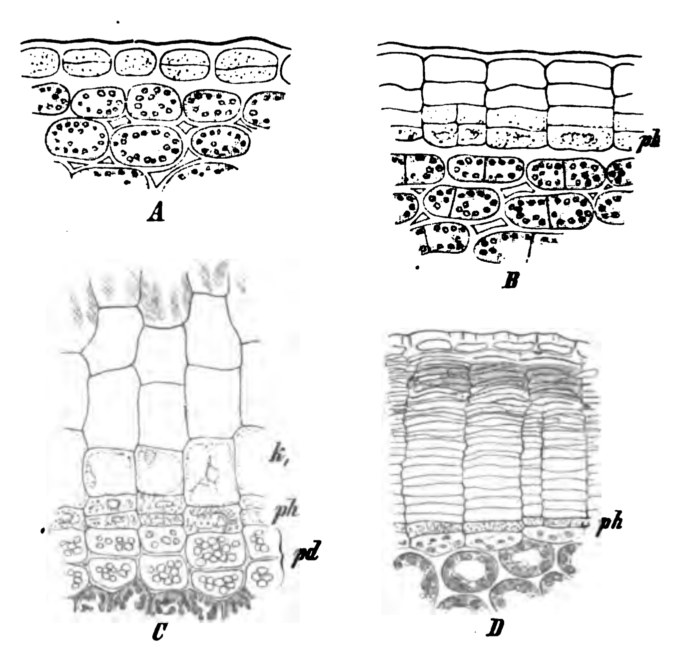


Fig. 39. Korkgewebe. *A* und *B* Entstehung des Korkes aus der Epidermis im Stengel von Scutellaria splendens. *C* Weitzelliger Kork eines Zweiges von Ulmus suberosa; *ph* (wie bei den anderen Figuren) das Phellogen, dessen Zellen sich an mehreren Stellen soeben getheilt haben; *pd* Phelloderm, dessen Zellen mit Stärkekörnern erfüllt sind. In der untersten Korkzelllage (*k'*) besitzen die Zellen noch lebende Plasmakörper. *D* Periderm eines 1 jährigen Zweiges von Prunus Padus.

namentlich dann mit Tüpfeln versehen, wenn sie verdickt ist. Die Tüpfel functioniren offenbar nur in der lebenden, sich entwickelnden Korkzelle und erleichtern die Stoffzufuhr zu der in Ausbildung begriffenen Suberinlamelle. — Mit der physiologischen Aufgabe des ausgebildeten Korkgewebes steht es dagegen im Zusammenhange, wenn die Suberinlamelle der Aussenwand stärker verdickt ist, als die der Innenwand; in diesem Falle besitzt dann gewöhnlich die innenseitige Celluloselamelle eine grössere Dicke als der aussenseitige Theil des Schlauches.

Was den Inhalt der Korkzellen betrifft, so sind dieselben als abgestorbene Gewebselemente meistens luftführend. Namentlich gilt dies für den dünnwandigen Kork. Ob dabei noch Reste des Plasmaleibes in Form eines dünnen Ueberzuges die Zellwände auskleiden oder nicht, ist nur von untergeordneter Bedeutung. Wichtiger dagegen ist es, dass viele dickwandige Korke in ihren Zellen gelbe bis rothbraune Inhaltsstoffe enthalten, welche die Zell-

lumina ausfüllen und theilweise wenigstens aus Gerbstoffen und deren Zersetzungsproducten (Phlobaphenen) bestehen. Daneben sind noch besondere Vorkommnisse zu erwähnen: das Betulin im Birkenkork und das in Form von nadelförmigen Krystallen auftretende Cerin im Bouteillenkork (Quercus Suber). Bisweilen kommt auch oxalsaurer Kalk in Form von Drusen (Quercus Suber) oder Raphiden (Testudinaria elephantipes) im Korke vor. Hinsichtlich der Beziehungen zwischen Zellinhalt und Function wurde von Höhnel darauf aufmerksam gemacht, dass »die Korke um so inhaltsreicher sind, je näher sie ihrer Function und Entstehung nach an die Oberfläche der Rinde zu stehen kommen, vorausgesetzt, dass sie nicht massig entwickelt sind. Dieses deutet darauf hin, dass massige Korke durch ihre Lufthaltigkeit noch eine besondere Function erfüllen.«

So wie die Epidermiszellen bilden auch die Korkzellen ein lückenloses Gewebe. Dieser Mangel an Intercellularräumen ist selbstverständlich das erste Erforderniss behufs der Functionstüchtigkeit des Korkes. Die einzelnen Zellen ordnen sich gewöhnlich in radiale Reihen an und bilden Gewebeschichten von sehr ungleicher Dicke. Es giebt »Korkhäute«, welche blos 2—3 Zelllagen stark sind, und dann wieder »Korkkrusten«, deren Durchmesser grösser ist als der des von ihnen bedeckten Zweiges. Die Korkhäute bestehen gewöhnlich blos aus tafelförmigen Zellen und bilden glatte Ueberzüge der Rinde. Die Korkkrusten dagegen werden von weiten und weichen Korkzellen gebildet, zwischen welchen am Ende jedes Vegetationsjahres dünne Zonen aus tafelförmigen Zellen eingeschaltet werden. Diese massigen Korkkrusten bilden keine gleichmässigen Ueberzüge, sondern sind mit tiefen Längsfurchen versehen, so dass die Korkmassen flügelartige Vorsprünge bilden. Ungleiche Korkproduction und Rissbildung in Folge des Dickenwachsthums sind die Ursachen dieser Erscheinung. — Während bei den meisten Holzgewächsen der Kork in Form von Häuten auftritt, beschränkt sich das Vorkommen von Korkkrusten auf eine verhältnissmässig geringe Anzahl von Pflanzen. Hierher gehören die bekannten Korkeichen (Quercus Suber, occidentalis, auch Qu. pseudosuber) die jüngeren Triebe von Acer campestre, Liquidambar styraciflua, Ulmus suberosa, Evonymus europaeus, von Banksia- und Hakea-Arten, die Stämme der kletternden Aristolochien u. a. Von Höhnel wurde nachgewiesen, dass bei Ulmus suberosa Evonymus europaeus, Liquidambar styraciflua, Passiflora limbata u. a. die in Rede stehenden Gewebemassen zum grossen Theile unverkorkte Zellwände besitzen und deshalb gar nicht als echte Korkgewebe zu betrachten sind. Höhnel bezeichnet solche Gewebe als »Phelloide«. Es hätte also die massige Entwickelung dieser Gewebe die mangelnde Verkorkung zu ersetzen; die geringere Qualität würde durch die grössere Quantität ersetzt werden. Uebrigens lässt sich diese Auffassung nicht verallgemeinern, denn auch von Höhnel wird constatirt, dass bei gewissen Pflanzen (Quercus Suber, Acer campestre, Aristolochia cymbifera, Peixotoa u. a.) die Korkflügel durchweg aus echtem Kork bestehen.

Wir wollen uns nunmehr den physikalischen Eigenschaften des Korkes zuwenden. Das hauptsächlichste Interesse beansprucht mit Rücksicht auf seine Function die sehr geringe Durchlässigkeit des Korkes für Wasser. Es geht dieselbe aus verschiedenen Versuchen hervor, welche über

den Einfluss des Korkes auf die Grösse der Transpiration angestellt wurden. Von Nägeli und später von Eder[25]) wurden u. a. die Transpirationsgrössen von unverletzten und geschälten Kartoffeln verglichen, wobei der letztgenannte Autor zu dem Resultate kam, dass beispielsweise eine ungeschälte Kartoffel zu Beginn des Versuches in 24 Stunden 0,0397 g Wasser (pro 100 g Kartoffelgewicht) abgab, eine sehr fein geschälte Kartoffel dagegen 2,5548 g, also ungefähr 64mal so viel. Nach einer Woche verlor die geschälte Kartoffel noch 44mal so viel Wasser als die ungeschälte.

Die geringe Permeabilität der dünnen Korkhaut an 2—3jährigen Zweigen geht aus von mir angestellten Versuchen[26]) hervor, bei welchen Zweigstücke von Sambucus nigra, Triaenodendron caspicum und Morus alba, deren beiderseitige Schnittflächen und Lenticellen verklebt waren, nach fünf Tagen erst 7,66 % (Sambucus), 3,58 % (Triaenodendron) und 9,26 % (Morus) ihres Anfangsgewichtes durch Transpiration verloren hatten. Im Durchschnitt betrug also der tägliche Transpirationsverlust 1,53 %, 0,71 % und 1,85 %. Bei einem anderen Versuche, wobei ein Moruszweig blos an seiner oberen Schnittfläche (und an den Lenticellen) verklebt, mit der unteren Schnittfläche dagegen in Wasser getaucht wurde, betrug die durchschnittliche Menge des von dem 5 g schweren Zweige abgegebenen Wassers täglich blos 45 mg, d. i. also 0,9 % seines Gewichtes. Ein 3jähriger Zweig der Rosskastanie (Aesculus Hippocastanum) gab bei einem ähnlichen, von Wiesner und Pacher[27]) durchgeführten Versuche täglich 1,72—1,89 % seines Gewichtes an Wasser ab. Von den genannten Autoren wurde zugleich constatirt, dass einjährige Zweige der Rosskastanie geringere Wassermengen verdunsten als 2—3jährige, was offenbar darauf zurückzuführen ist, dass älteres Periderm von Rissen reichlicher durchsetzt wird als jüngeres. Erst von dem 4jährigen Zweige angefangen scheint die zunehmende Mächtigkeit der Peridermlagen den immer grösser werdenden Transpirationswiderstand zu bedingen. Es geht aus diesen Angaben zugleich hervor, dass bei allen Versuchen über die Permeabilität des Korkes für Wasser wahrscheinlich zu hohe Werthe gefunden wurden, weil der Einfluss der wohl stets vorhandenen, wenn auch schmalen Risse nicht auszuschliessen ist. Jedenfalls ist das Korkgewebe auch in dünnen Lagen ein sehr ausgiebiger Schutz gegen zu grosse Transpiration. Dass die überwinternden Aeste, Zweige und Knospen der Holzgewächse eines solchen Schutzes in der That bedürftig sind, ergiebt sich daraus, dass die Transpiration selbst bei Temperaturen unter Null nicht sistirt wird. Von Wiesner und Pacher liegen in dieser Hinsicht Versuche vor, von welchen ich hier einige mittheile. So verlor z. B. ein im Transpirationsapparat befindlicher 2jähriger Rosskastanienzweig bei einer Temperatur von —3,5 bis —10,5° C. in 24 Stunden 0,323 % seines Gewichtes an Wasser. Bei einer Temperatur von —5,5 bis —13° C. gab derselbe Zweig 0,199 % Wasser ab. Ein 3jähriger Eichenzweig erlitt bei —3 bis —8,5° C. in 24 Stunden einen Transpirationsverlust von 0,251 %, bei —5,5 bis —13° C. einen solchen von 0,192 %. Die Transpiration der Zweige ist also selbst bei so niedrigen Temperaturen durchaus nicht unbedeutend, und es lässt sich hiernach erwarten, dass das Gleiche auch für die überwinternden Knospen gilt und zwar um so mehr, als sie bei milderen Temperaturen ziemlich ansehnliche Transpirationsverluste erleiden. So ermittelten Wiesner und Pacher für eine Rosskastanienknospe

eine tägliche Wasserabgabe von 1,523—1,6 %. Wenn demnach die Zweige und Aeste durch Korkgewebe gegen Austrocknung zu schützen sind, so wird das Gleiche auch für die Knospen gelten, und in der That finden wir, dass die Knospendecken oder Tegmente sehr häufig unter ihrer äusseren Epidermis (welche sich übrigens bei Aesculus ablöst) noch eine Korklage besitzen[28].

Für Gase ist das Korkgewebe überaus schwer durchlässig. Nach sehr eingehenden, von Wiesner angestellten Versuchen erwiesen sich selbst ganz dünne Korkplättchen (von der Korkeiche und der Kartoffel) auch bei beträchtlichen Druckdifferenzen für atmosphärische Luft so gut wie impermeabel. Die Versuchsmethode bestand im Wesentlichen darin, dass die zu prüfende Korkplatte einer von den seitlichen Oeffnungen einer gläsernen T-Röhre aufgekittet wurde; der andere Querarm war mit einem Kautschukschlauch verbunden, welcher zur Aufsaugung von Quecksilber diente und nachher mit einer Schraubenklemme abgesperrt wurde. Auf diese Weise konnten dünne Korkplättchen von Quercus Suber, deren Dicke blos 0,05—0,07 mm (d. i. 2—3 Zelllagen) betrug, durch mehrere Wochen einem Minderdrucke von 20 cm Quecksilber ausgesetzt werden, ohne dass von aussen Luft durchdrang. Bei geeigneter Versuchsanstellung liess ein Korkplättchen aus drei Zelllagen selbst bei dem Druckunterschiede einer vollen Atmosphäre keine Luft durchströmen.

Wenn wir die geringe Durchlässigkeit des Korkes für Wasser und Gase mit dem anatomischen Bau seiner Zellwandungen in Beziehung setzen wollen, so müssen wir die verholzte Mittellamelle von den Suberinlamellen scharf unterscheiden. Nachdem verholzte Membranen für Wasser permeabel und auch für Gase leicht durchlässig sind, so erscheint es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Bewegung des Wassers und der Gase ausschliesslich oder doch hauptsächlich in dem zusammenhängenden System der Mittellamellen erfolgt.

Die Dehnbarkeit und Elasticität des Korkgewebes ist nach Schwendener's[29]) Untersuchungen im Allgemeinen eine geringe. Nach dem genannten Forscher dehnen sich Peridermlamellen von Castanea vesca, Fagus silvatica, Cytisus Laburnum um weniger als 2 % aus, bevor sie reissen. Ebenso verhalten sich die meisten dünnwandigen Häute des Birkenkorkes, welche hauptsächlich aus Suberin bestehen, indess die dickwandigen Lamellen, in welchen die Cellulose vorwiegt, sehr dehnbar sind. Ich selbst beobachtete das Zerreissen der tangential gedehnten Peridermlamellen eines armdicken Astes von Tilia grandifolia bei einer Verlängerung von ungefähr 4 %, wogegen das Periderm eines 2jährigen Zweiges eine Maximaldehnung von 7—8 % zuliess. Es scheint also das Periderm jüngerer Zweige etwas dehnsamer zu sein. — Eine Ausnahme bilden nach Schwendener die Peridermhäute von Prunus, welche Verlängerungen von 10—12 % vertragen. Eine scheinbare Ausnahme bildet ferner nach meinen Beobachtungen der Bouteillenkork, von dem sich tangential herausgeschnittene Lamellen bis zu 25 % ausdehnen lassen; bei einer Verlängerung von 6—7 % sind dieselben noch vollkommen elastisch. Diese auffällig grosse Dehnsamkeit des Flaschenkorkes, welche wahrscheinlich zu den älteren Angaben über die grosse Dehnbarkeit der Korke überhaupt Veranlassung gab, beruht aber nicht auf der physikalischen Beschaffenheit der Zellwandsubstanz, sondern auf dem histologischen Bau des Gewebes. Die in radialen Reihen angeordneten Korkzellen alterniren unregelmässig mit ihren seitlichen Nachbarinnen, und so werden

bei tangentialer Dehnung die Radialwände der Zellen zickzackförmig verbogen. Die hierdurch bewirkte Verlängerung fällt deshalb so beträchtlich aus, weil eben die radiale Streckung der Korkzellen eine bedeutende ist. Wenn man die Dehnung der Lamellen unter dem Mikroskope vornimmt, so kann man sich von der Richtigkeit des Gesagten leicht durch den Augenschein überzeugen. Damit stimmt auch die geringe Dehnsamkeit der radial herausgeschnittenen Lamellen überein, welche sich blos bis zu 4 % ausdehnen lassen; die tangentialen Wände werden wohl kaum dehnsamer sein.

Von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Function des Korkes ist sein geringes Wärmeleitungsvermögen. Er erweist sich dadurch als ein den Bedürfnissen der überwinternden oberirdischen Pflanzenorgane besonders angepasstes Hautgewebe. In jedem Zweig oder Aste sind nämlich zwei peripher gelegene Meristeme, das Phellogen und der cambiale Verdickungsring, vorhanden, welche gegen zu rasche Temperaturschwankungen ausgiebig zu schützen sind. Denn bekanntlich erfolgt das Absterben gefrorener Pflanzentheile um so leichter, je rascher das Aufthauen vor sich geht. Nachdem nun im Laufe eines Winters den peripher gelegenen Bildungsgeweben der Holzgewächse ein überaus häufiger Wechsel von Gefrieren und Aufthauen nicht erspart bleibt, so muss der Pflanze um so mehr daran gelegen sein, diesen Wechsel durch Verlangsamung der Temperaturschwankungen möglichst unschädlich zu machen. Wenn der Gärtner seine empfindlicheren Holzgewächse im Winter mit Stroh und Werg umwickelt, so ahmt er damit nur die Natur nach, welcher im Korkgewebe und in der später zu besprechenden Borke ein noch viel zweckmässigeres Material zu Gebote steht.

Schliesslich soll nur mit wenigen Worten daran erinnert werden, dass sich der Kork auch als vortreffliches Schutzmittel gegen die Angriffe der Schmarotzerpilze, sowie der höheren und niederen Thierwelt bewährt, und dass er in dieser Function sehr häufig durch verschiedene der Rinde eingelagerte Gerbstoffe, Bitterstoffe, Alkaloïde etc. unterstützt wird.

Wegen der physikalischen Eigenschaften seiner Zellwandungen ist der Kork auch besonders geeignet, als Vernarbungsgewebe zu fungiren. Es werden demnach Wunden im Parenchym der Stengel, Wurzeln und Blätter gewöhnlich mittelst sogenannten Wundkorkes abgeschlossen. Die der Wundfläche angrenzenden unverletzten Zellen theilen sich in tangentialer Richtung, es entsteht ein Phellogen und dieses bildet Korkgewebe. In solcher Weise vernarben z. B. die vielen in Folge des herbstlichen Laubfalles auftretenden Wundflächen an den Zweigen. Auch abgestorbene oder erkrankte Pflanzentheile werden von den gesunden durch Korkbildung abgegrenzt.

B. Das Phellogen.

So wie das Dicken- und Flächenwachsthum der Aussenwandungen der Epidermis von den Protoplasten dieses Gewebes abhängt, ebenso beruht die Neubildung und fortwährende Ergänzung des Korkes auf der Thätigkeit des als Phellogen bezeichneten Bildungsgewebes. Dasselbe besteht aus plasmareichen, zartwandigen Meristemzellen von tafelförmiger Gestalt, welche gewöhnlich

blos eine einzige Schicht bilden (Fig. 38, 39, *ph*). Diese Initialzellen theilen sich in tangentialer Richtung, und von den beiden Tochterzellen wird die äussere zu einer Korkzelle, die innere bleibt Phellogenzelle. Es kann aber auch die äussere der beiden Tochterzellen zur neuen Phellogenzelle werden, während die innere zu einer parenchymatischen Phellodermzelle sich ausbildet. Die gewebebildende Thätigkeit des Phellogens beschränkt sich nämlich nicht blos darauf, Kork zu erzeugen; neben dieser Hauptfunction vollzieht es — zwar häufig, aber nicht immer — auch Nebenfunctionen, indem es durch Bildung von Phelloderm (Fig. 38 *phd*, 39 *C pd*) zur Vermehrung des Rindenparenchyms beiträgt, oder (bei Melanoselinum decipiens) durch Bildung von Collenchym am Aufbau des mechanischen Systems betheiligt ist.

Der Entstehungsherd des Phellogens ist häufig in der Epidermis oder in den unmittelbar darunter befindlichen Parenchymschichten gelegen. Die betreffenden Mutterzellen theilen sich in tangentialer Richtung und erzeugen so zunächst das korkbildende Folgemeristem. Auf diese Weise kommen die Oberflächenperiderme zu Stande. Dieselben gehen bei sämmtlichen Pomaceen und Salix-Arten, bei verschiedenen Viburnum-Species, Nerium Oleander, Staphylea pinnata etc. aus der Epidermis hervor (Fig. 39, *A*, *B*). In den meisten Fällen dagegen ist es die unter der Epidermis gelegene Parenchymschicht, welche die Mutterzelllage des Phellogens bildet. Die Mehrzahl unserer Waldbäume und Sträucher gehört in diese Kategorie.

Bei vielen Holzgewächsen tritt die Phellogenbildung in grösserer Entfernung von der Oberfläche auf, entweder in tieferen Rindenparenchymschichten oder, wie z. B. bei den meisten Wurzeln der Dicotylen und Gymnospermen, noch tiefer im Inneren der Organe, in einer Zelllage, die bereits dem Gefässbündelsystem angehört. Bei den Wurzeln ist es gewöhnlich das Pericambium (der »Pericykel«), welches zur Initialschicht des Phellogens wird. Es ist begreiflich, dass, wenn solch innen entstandenes Phellogen Kork bildet, die darüber befindlichen Gewebe von jeder Wasserzufuhr abgeschnitten werden und vertrocknen müssen. Dieses vertrocknete Rindengewebe bildet dann gemeinschaftlich mit den Korklagen die sogenannte Borke.

Das Phellogen kann früher oder später seine Thätigkeit einstellen und selbst zu Kork werden. Dies ist z. B. bei Organen der Fall, deren Dickenwachsthum sistirt wird, z. B. bei Aepfeln und Knospendecken. In anderen Fällen hört das primäre Phellogen zu functioniren auf, wird aber durch ein weiter innen neu entstehendes Korkbildungsgewebe ersetzt; dieser Process kann sich öfters wiederholen, es werden immer wieder neue, tiefer liegende Periderme gebildet, welche entsprechende Gewebestücke aus der Rinde gleichsam herausschneiden und der Austrocknung preisgeben.

IV. Die Borke.

Wenn wir die Borke als dritte Ausbildungsstufe des Hautsystems bezeichnen, so geschieht dies nicht im Hinblick auf ihre physiologischen Leistungen, welche sich von jenen des Korkes in nichts wesentlichem unterscheiden, sondern

lediglich ihres anatomischen Baues wegen. In der Borke sind nämlich ausser den Korklamellen auch noch verschiedene andere Gewebearten vertreten, welche früher anderen Gewebesystemen angehörten. Ein ausgetrocknetes, abgestorbenes Gewebe kann eben bei peripherer Lagerung nur mehr in einer Hinsicht der Pflanze von Nutzen sein, d. i. als schützendes Hautgewebe. Wie sehr z. B. eine vertrocknete Gewebeschicht, mag sie früher dem saftigsten Parenchym angehört haben, die Transpiration herabsetzt, beobachten wir an jedem angeschnittenen Apfel, dessen Transpirationsverluste täglich auffallend abnehmen. Andererseits sind vertrocknete Gewebemassen auch gegen mechanische Beschädigungen ein ziemlich wirksames Schutzmittel.

Bei jenen Holzgewächsen, welche zuerst ein Oberflächenperiderm bilden, schliessen sich die aufeinanderfolgenden inneren Periderme mit ihren Rändern an die jeweilig äusseren derart an, dass sie schuppenförmige Rindenstücke herausschneiden. So kommt die Schuppenborke zu Stande. Wenn aber schon das erste Periderm tief in der Rinde entsteht, so zeigen auch die späteren Peridermschichten die gleiche Lagerung und schneiden so jedesmal eine ringförmige Rindenschicht ab; so kommt es zur Bildung von Ringelborke.

Der anatomische Bau der Borke hängt, abgesehen von der Beschaffenheit seiner Peridermschichten, natürlich auch von der Verschiedenartigkeit der vertrockneten Gewebe ab, welche das Periderm herausgeschnitten hat. Dasselbe besteht zuweilen blos aus Rindenparenchym, sehr häufig aber auch aus Collenchym- und Bastgewebe, Krystallschläuchen und Harzgängen.

Eine besondere Erwähnung beanspruchen noch jene anatomischen Einrichtungen, welche die Festigung der Borke zum Zwecke haben. Zunächst ist es selbstverständlich, dass etwaige mechanische Stränge, welche früher die Festigkeit des ganzen Organs herstellten, nunmehr den festen Zusammenhang der verschiedenen Gewebemassen der Borke erhöhen werden. Das gleiche Ziel, verbunden mit einer allgemeinen Steigerung der Festigkeit und Härte des Gewebes, wird durch Bildung zahlreicher isolirter oder Gruppen bildender Sklerenchymzellen angestrebt, welche aus der nachträglichen Verdickung von dünnwandigen Parenchymzellen hervorgehen. Diese letzteren behalten dabei entweder ihre ursprüngliche Form, oder sie zeigen ansehnliche Veränderungen hinsichtlich Gestalt und Grösse. Zuweilen kommt es zur Bildung vielarmigen Steinsklerenchyms, welches besonders geeignet ist, eine feste Textur des ganzen Gewebes herzustellen.

Die Borke ist einer stetigen Abschilferung ausgesetzt, ihre obersten Schuppen trennen sich los und werden abgeworfen. Dass es sich hierbei nicht etwa um Ablösungsvorgänge handelt, welche sich als mechanische Folge des Dickenwachsthums von selbst einstellen, ergiebt sich daraus, dass seitens der Pflanze eigene Trennungsgewebe gebildet werden, welche eine leichtere Abspaltung der Borkenstücke zum Zwecke haben. Es liegen hier analog wirkende Einrichtungen vor, wie an den Blattinsertionen zur Zeit des herbstlichen Laubfalls. Diese Trennungsgewebe gleichen hinsichtlich der Gestalt ihrer Zellen dem Korkgewebe, zwischen welchem sie in Form von Lamellen auftreten; sie unterscheiden sich aber vom Kork durch die mangelnde Verkorkung ihrer Zellwandungen. Von Höhnel, welcher diese Trennungsgewebe in anatomischer und theilweise auch in physiologischer Hinsicht studirt hat, werden sie deshalb als Trennungs-

phelloïde bezeichnet. Er unterscheidet dabei active und passive Trennungsphelloïde. Wenn nämlich die Korkzellen dickwandig und fest, die dazwischen liegenden Phelloïdschichten dagegen dünnwandig und ausserdem zum Zerreissen in bestimmter Richtung geeignet sind, so bewirken nach Höhnel die hygroskopischen Krümmungen von Kork und todtem Rindengewebe die Zerreissung im Phelloïd oder an der Grenze desselben. In diesem Falle hätte man es mit einem passiven Trennungsphelloïd zu thun. Wenn dagegen die Korkzellen dünnwandig, die Phelloïdschichten dagegen dickwandig und verholzt sind, so veranlasst das Phelloïd mit dem Borkengewebe, oder jenes vorwiegend allein, die Zerreissung in den Korklamellen. Dies wäre dann ein actives Trennungsphelloïd. Eingehendere und die Mechanik des Ablösungsvorganges genauer berücksichtigende Untersuchungen hierüber sind allerdings noch nicht angestellt worden.

Passive Trennungsphelloïde wurden von Höhnel bei Boswellia papyrifera, Philadelphus coronarius, Fuchsia sp., Callistemon sp., Myrtus communis u. a. gefunden. Bei Boswellia papyrifera sind die Korkzellen dickwandig, stark zusammengepresst und treten in 10—15 Schichten hintereinander auf. Die Phelloïdzellen bilden dagegen blos eine einzige Lage und besitzen dünne Aussen- und Seitenwandungen. Besonders ausgezeichnet sind aber ihre Innenwände; dieselben sind sehr dick, dabei in hohem Grade verholzt und verkieselt und besitzen nach innen vorspringende Leisten, welche meistens der Längsrichtung des Stammes folgen. Die Seitenwandungen zerreissen sehr leicht, und so werden bei der Ablösung der Korkschichten die Innenwände der Phelloïdzellen blosgelegt, welche wegen ihrer Aehnlichkeit mit verdickten Epidermisaussenwandungen besonders geeignet sind, die darunter liegenden grossen Korkblätter nach aussen abzugrenzen.

Active Trennungsphelloïde fand Höhnel bei Picea excelsa, Araucaria excelsa, Pinus silvestris, Taxus baccata, Larix europaea. Sie bestehen fast immer aus mehrschichtigen, sehr dickwandigen Zellen, mit welchen die ganz dünnwandigen Korkzelllagen abwechseln.

Das Alter, in welchem bei unseren Holzgewächsen die Borkenbildung beginnt, ist verschieden. Am Stamm von Pinus silvestris und nigricans entsteht die Schuppenborke nach Mohl im 8.—10. Jahre; bei unseren einheimischen Eichen nach Hartig im 25.—35., den Erlen im 15.—20., den Linden im 10.—12., den Weiden im 8.—10. Lebensjahre oder noch früher. Sehr spät, nach ca. 50 Jahren und darüber, erfolgt die Borkenbildung bei Abies pectinata, Carpinus, den Korkeichen u. a. Die Stämme der Buche (Fagus silvatica) besitzen zeitlebens blos Oberflächen-Periderm. In diesen Fällen verspäteter oder ganz ausbleibender Borkenbildung wird die Festigkeit der Rinde durch reichliche Bildung von Steinsklerenchym erhöht (Steinborke im Sinne Hartig's).

V. Das Hautsystem der Thallophyten.

Bei den Algen als submers lebenden Pflanzen kann selbstverständlich die oberflächlich gelegene Zellschicht blos jene Eigenschaften der typischen Epidermis in sich vereinigen, welche sich auf ihre mechanische Function beziehen

oder mit ihrer Bedeutung als lichtdämpfender Schirm zusammenhängen. Was die Festigungseinrichtungen betrifft, so werden dieselben durch dickere Aussenwände und zahlreiche Seitenwandungen, welche die Strebefestigkeit der ganzen Zellschicht erhöhen, in genügender Weise repräsentirt. Zur Ausbildung einer typischen Epidermis kommt es aber trotzdem so gut wie niemals, weil eben bei den untergetaucht lebenden Pflanzen das für die Ausbildung der Epidermis maassgebendste Moment, der Schutz gegen Austrocknung, wegfällt und kein Grund vorhanden ist, der das Assimilationssystem abhalten könnte, von der äussersten Zellschicht vollständig Besitz zu ergreifen.

Bei verschiedenen Meeresalgen, hauptsächlich Rhodophyceen, sind in den oberflächlich gelegenen Thalluszellen merkwürdige Schirmvorrichtungen vorhanden, welche nach Berthold[30]) eine Dämpfung des in die Pflanze eindringenden Lichtes bezwecken. Es ist eine in algologischen Werken schon oftmals erwähnte Eigenthümlichkeit vieler Meeresalgen, dass von denselben ein Theil des auffallenden Lichtes und zwar Strahlen bestimmter Brechbarkeit reflectirt werden, in Folge dessen diese Algen oftmals in den prächtigsten Farben schimmern und leuchten. Besonders zeichnen sich in dieser Hinsicht die Arten der Gattung Chylocladia aus; von den im Golf von Neapel vorkommenden Formen leuchtet am schönsten Ch. kaliformis, welche in prachtvoll blauem Lichte schimmert, Ch. parvula zeigt silberweissen Glanz, Ch. reflexa glänzt mehr mit röthlich weissem Licht, während Ch. mediterranea das Licht in allen Regenbogenfarben zurückwirft. Von anderen Algen, welche dieselbe Eigenschaft der Lichtreflexion besitzen, seien hier noch Chondriopsis coerulescens und tenuissima, Scinaja furcellata, Polysiphonia platyspira, Wrangelia penicillata, und unter den braunen Algen die Gattungen Cystosira und Sargassum erwähnt. Trotz aller Mannigfaltigkeit der Einzelfälle ist, wie Berthold hervorhebt, die allgemeine Tendenz unverkennbar, dass vorwiegend den stärker brechbaren blauen und grünen Strahlen der Eintritt in die Zelle durch Reflexion verwehrt wird.

Bei den leuchtenden Chylocladien befinden sich in den oberflächlich gelegenen Thalluszellen, den freien Aussenwänden dicht angeschmiegt, eigenthümliche irisirende Platten, welche den mikrochemischen Reactionen zufolge vorwiegend aus proteïnartigen Stoffen bestehen (?) und denen zahlreich und dichtgedrängt ganz kleine linsenförmige Körperchen eingelagert sind. Diese letzteren fungiren wohl allein als Lichtreflectoren. Es ist nun von besonderem Interesse, dass die irisirenden Platten blos bei intensiverer Beleuchtung den Aussenwänden der Zellen angeschmiegt sind. Im diffusen Lichte eines Zimmers treten sie dagegen auf die Seitenwände hinüber und lassen so das Licht ungehindert eindringen. Nach drei bis vier Tagen werden die Platten aufgelöst und verschwinden vollständig. Bringt man aber ein nicht mehr leuchtendes Exemplar von Ch. kaliformis in intensiveres Licht zurück, so lässt sich an den Aussenwänden die Neubildung der Lichtreflectoren beobachten.

»Die beschriebenen, merkwürdigen Platten, sagt Berthold, fungiren also bei den Chylocladien gleichsam als Vorhänge, welche bei intensiver Beleuchtung vor der freien Aussenfläche der Zelle aufgezogen werden, um einen Theil des auffallenden Lichtes zurückzuwerfen, entweder ohne einen Unterschied zwischen den einzelnen Strahlen zu treffen, oder gewöhnlich mit ganz bestimmter Auswahl einzelner Strahlengruppen, denen allein der Durchgang verstattet wird.«

Die im Vorstehenden mitgetheilte Auffassung Berthold's ist übrigens von Hansen bekämpft worden. Derselbe weist darauf hin, dass die von den lichtzerstreuenden Platten zurückgeworfene Lichtmenge viel zu gering sei, als dass die Erscheinung von biologischem Vortheil sein könne; er spricht den betreffenden Körpern blos die Bedeutung von Nährstoffen zu.

Auch die Haarbildungen der Meeresalgen sind nach Berthold Schutzmittel gegen zu hohe Lichtintensitäten. Verschiedene Thatsachen sprechen zu Gunsten dieser Ansicht: so fehlen die Haare bei einer grossen Zahl von rasenbildenden Formen (Polysiphonia-Arten) denjenigen Trieben vollständig, welche im Inneren der Rasen verborgen sind. Im Schatten von Felswänden, zur Winterszeit und bei schwacher Trübung des Wassers sind zahlreiche Formen unbehaart, wogegen dieselben Arten bei kräftiger Insolation mit einer dichten Haarbekleidung versehen sind. — Uebrigens dürften die Haare des Algenthallus in manchen Fällen einem anderen Zwecke dienen, nämlich der Absorption von Nährstoffen.

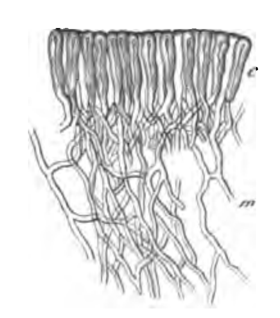


Fig. 40. Längsschnitt durch die Oberfläche des Hutes von Polyporus lucidus. Nach de Bary. V. 190.

Bei den Pilzen hängt der mehr oder minder vollkommene Bau des Hautgewebes von der Function und Lebensdauer des betreffenden Organes ab. Die kurzlebigen, fleischig-saftigen Fruchtträger vieler Basidiomyceten sind hinsichtlich der Ausbildung ihres Hautgewebes mit den rasch vergänglichen Blüthentheilen der Phanerogamen zu vergleichen. An die Leistungsfähigkeit des erwähnten Gewebes werden keine grossen Ansprüche gestellt und so genügt ein dichterer Verlauf der peripheren Hyphen, deren Wandungen oft gefärbt, zuweilen mehr oder minder verschleimt sind. Dagegen besitzen die langlebigen »holzigen« Fruchtkörper verschiedener Polyporus-Arten (P. lucidus, fomentarius) ein derberes Hautgewebe, indem sich die dickwandigen Hyphenenden palissadenartig, d. i. senkrecht zur Oberfläche anordnen (Fig. 40, *c*). — Bei vielen Fruchtkörpern ist das Hautgewebe mit Haaren versehen, die sehr verschieden gestaltet sind, und sicherlich auch verschiedenen Aufgaben dienen. Auch die sog. Sclerotien der Pilze weisen gewöhnlich eine sehr derbe, dickwandige Oberhaut auf, welche aus ein bis mehreren Zelllagen besteht und von den oberflächlich gelegenen Gliedern der das Speichergewebe (»Mark«) zusammensetzenden Hyphen gebildet wird. Bei Sclerotinia fuckeliana z. B. besteht die Epidermis (»Rinde«) des Sclerotiums nach de Bary [31]) aus 1—2 Lagen von isodiametrischen Zellen, die eine derbe, schwarzbraune Membran besitzen und fest untereinander verwachsen sind (Fig. 41). Bei Sclerotinia Sclerotiorum wird die Oberhaut durch tangentiale Zelltheilungen mehrschichtig (Fig. 42). Bei verschiedenen Typhula-Arten (Th. phacorrhiza, gyrans, Euphorbiae, graminum u. a.) haben die Epidermiszellen der Sclerotien eine tafelförmige oder kurz prismatische Gestalt. Die glatten oder mit Wärzchen versehenen Aussenwände sind stark



Fig. 41. Stück eines Querschnittes durch ein Sclerotium von Sclerotinia fuckeliana, *r* Hautgewebe. V. 390, nach de Bary.

verdickt, wogegen die Innen- und Seitenwände unverdickt bleiben. Häufig sind letztere wellenförmig verbogen. Schon de Bary hat darauf hingewiesen, wie sehr solche Oberhäute der derben, spaltöffnungsfreien Epidermis vieler Gefässpflanzen gleichen.

Das Hautgewebe des Flechtenthallus, welcher auf seinen Standorten häufig den grellsten Schwankungen der Witterung ausgesetzt ist, zeichnet sich dementsprechend durch einen meist sehr vollkommenen Bau und grosse Leistungsfähigkeit aus. Bei der bekannten Bartflechte (Usnea barbata) und anderen Strauchflechten besteht es aus dichtverfilzten Hyphen, deren Wandungen fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind und eine Schicht von ziemlicher Mächtigkeit bilden. Bei verschiedenen Laubflechten (Parmelia, Physcia, Sticta, Peltigera u. a.) wird es von isodiametrischen, lückenlos miteinander verbundenen Zellen zusammengesetzt, welche in mehreren Lagen auftreten, und mehr oder minder verdickte Wände besitzen. Die grösste Aehnlichkeit mit der typischen Epidermis der höher entwickelten Pflanzen wird aber bei gewissen Gallertflechten (Leptogium, Obryzum, Mallotium) erreicht; das Hautgewebe besteht hier aus einer meist einfachen Schicht von polyedrisch-tafelförmigen Zellen, die lückenlos miteinander verbunden sind und häufig dickere Aussenwände besitzen. Bei Mallotium Hildebrandii, dessen Oberhaut ich etwas eingehender untersucht habe, besteht dieselbe auf der Thallus-Oberseite aus einer einzigen Lage von isodiametrischen Zellen, deren farblose Seiten- und Innenwände zart sind, während die Aussenwände sehr stark verdickt erscheinen (Fig. 43). Letztere differenziren sich in zwei scharf getrennte Schichten. Die Aussenschicht ist farblos, von homogener Beschaffenheit und bedeutender Dicke. Nach aussen grenzt sie sich durch eine etwas dichtere Hautlamelle ab, die aber keineswegs eine Cuticula vorstellt. Die Innenschicht ist dünn, von rothbrauner Farbe und setzt sich wie die Celluloseschicht einer gewöhnlichen Phanerogamenepidermis, direct in die Seitenwandungen fort. Von concentrirter Schwefelsäure wird die dicke Aussenschicht (gleich den Wänden der »Markhyphen«) vollständig gelöst, während die dünne, gebräunte Innenschicht sammt den Seiten- und Innenwänden ungelöst bleibt

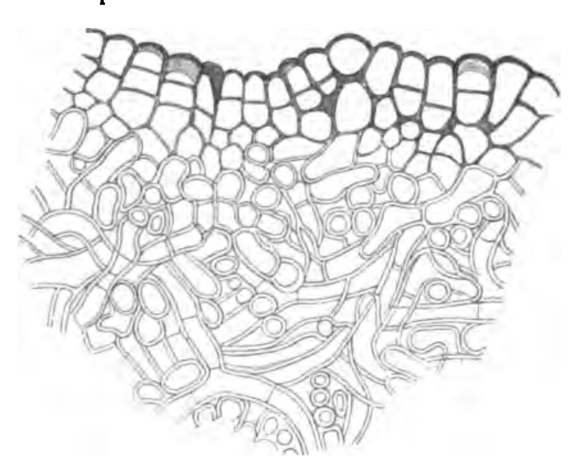


Fig. 42. Dünner Durchschnitt durch ein reifes Sclerotium von Sclerotinia Sclerotiorum mit mehrschichtigem Hautgewebe. V. 375, nach de Bary.

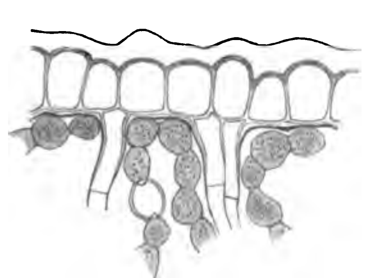


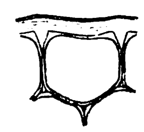
Fig. 43. Epidermis der Thallusoberseite von Mallotium Hildebrandii.

und nicht einmal aufquillt. Während also bei der gewöhnlichen Epidermis der höheren Pflanzen die äusseren Schichten der Aussenwände chemisch verändert, resp. cutinisirt sind, verhält sich die Sache bei unserer Flechte gerade umgekehrt. Inwieweit man hier von Cutinisirung der innersten Zellwandschicht sprechen darf, bleibt dahingestellt. Für Wasser sind die verdickten Aussenwände jedenfalls leicht permeabel; setzt man dem bis zur Sprödigkeit eingetrockneten Thallus ein Wassertröpfchen auf, so wird derselbe an der betreffenden Stelle alsbald weich und geschmeidig; Oeffnungen in der Oberhaut, durch welche das Wasser eindringen könnte, sind nicht vorhanden. Die Epidermis der Thallus-Unterseite, welche mit zahlreichen Haaren bedeckt ist, besitzt nur schwach oder gar nicht verdickte Aussenwände, welche in concentrirter Schwefelsäure unlöslich sind, während die Seiten- und Innenwände gelöst werden.

VI. Die Entwickelungsgeschichte des Hautsystems.

Wenn wir die Beziehungen der verschiedenen Hautgewebe zu den drei Bildungsgeweben der Vegetationsspitze, dem Protoderm, dem Procambium und dem Grundmeristem ins Auge fassen, so kann hier blos die Epidermis in Betracht kommen, da das Korkgewebe, wie wir gesehen haben, aus einem Folgemeristem, dem Phellogen, hervorgeht.

Die Epidermis entsteht an oberirdischen Pflanzentheilen fast immer aus dem Protoderm, welches von Hanstein eben deshalb als »Dermatogen« bezeichnet wurde. Doch giebt es Fälle, in welchen eine anatomisch und physiologisch wohldifferenzirte Epidermis entwickelungsgeschichtlich dem Grundmeristem angehört. Dies gilt z. B. in ganz ausgezeichneter Weise für jene Epidermiszellen, welche die an manchen ausgewachsenen Aroideenblättern vorkommenden Löcher und Einbuchtungen begrenzen. Wie Fr. Schwarz[32] gezeigt hat, entstehen diese Löcher bei Monstera deliciosa (Philodendron pertusum) in der Weise, dass an den jungen, ca. 8 mm langen Blättern das noch undifferenzirte, meristematische Blattgewebe an circumscripten, nicht näher bestimmten Stellen zwischen den Secundärnerven abstirbt und eine braune Färbung annimmt. Die ringsum an die austrocknenden Schuppen grenzenden Zellen werden tangential zum Schuppenrande wiederholt getheilt, so dass das Gewebe ein peridermartiges Aussehen erhält. Die äussersten Zellen des Lochrandes entwickeln sich dann zur »secundären Epidermis«, welche also in Form eines schmalen Streifens zwischen die primäre Epidermis der Blattober- und unterseite eingeschaltet wird. Von Schwarz wird über den anatomischen Bau dieser secundären, aus dem Grundmeristem des Blattes hervorgegangenen Epidermis nichts näheres mitgetheilt. Ich habe deshalb die Epidermiszellen der Buchtenränder mit jenen des primären äusseren Blattrandes genauer verglichen und dabei das Hauptaugenmerk auf den feineren Bau der Aussenwände gelegt. Die Uebereinstimmung zwischen primären und secundären Epidermiszellen ist eine vollständige. Die Aussenwände der letzteren sind gleichfalls mit einer


Fig. 44. Epidermiszelle am Rande eines Loches im Blatt von Monstera deliciosa.

zarten Cuticula bekleidet; die darunter befindliche Cuticularschicht ist deutlich geschichtet und besitzt ein in die Seitenwände keilförmig einspringendes Leistennetz und zu innerst folgt dann noch eine dünne Celluloseschicht, so dass der Bau der Aussenwände als vollkommen typisch zu bezeichnen ist (Fig. 44). Dabei sind auch die Dickenverhältnisse ihrer einzelnen Schichten in der primären und secundären Randepidermis genau dieselben. Die ganze Aussenwand ist ungefähr 6 μ dick und etwas stärker als die Aussenwandung einer Epidermiszelle der Blattspreite. Die Innenwände der secundären Epidermiszellen bilden, im Querschnitt betrachtet, allerdings keine so regelmässige Zickzacklinie, als wie dies bei Phanerogamen gewöhnlich der Fall zu sein pflegt, allein die ungleiche Höhe der einzelnen Zellen, welche mit ihrer späten Entstehung zusammenhängt, ist ja für die anatomisch-physiologische, wie auch für die rein histologische Auffassung der Epidermiszellen belanglos.

Auch nach frühzeitigen mechanischen Verletzungen junger Blätter kann es vorkommen, dass die Wundränder durch eine aus dem Grundmeristem hervorgehende secundäre Epidermis abgeschlossen werden. Ein hierhergehöriges Beispiel ist von Pfitzer ausführlich beschrieben worden. Wenn junge Blätter von Peperomia peireskiifolia durch Insectenfrass oder sonstwie beschädigt werden, so kommt es zunächst zur Bildung gewöhnlichen Wundkorkes; die äusserste Zelllage aber, welche darunter am Leben bleibt, verdickt ihre Aussenwände ganz nach Art der typischen Epidermis. Man kann hier demnach mit Recht von einer Reproduction der Oberhaut sprechen.

Anmerkungen.

1) Eine sehr ausführliche Zusammenstellung der Litteratur über die Epidermis findet man in de Bary's Vgl. Anatomie. Hier seien, abgesehen von den später zu citirenden Arbeiten, blos folgende Abhandlungen namhaft gemacht: H. Mohl, Ueber die Cuticula der Gewächse; Vermischte Schriften S. 260 ff.; F. Cohn, De cuticula, Vratislaviae 1850; E. Pfitzer, Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen, Pringsheim's Jahrbücher, B. VII, p. 532 ff. und B. VIII, p. 16 ff.; M. Westermaier, Ueber Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesystems, ebendaselbst, B. XIV, p. 43 ff.; G. H. Hiller, Untersuchungen über die Epidermis der Blüthenblätter, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XV.

2) Vgl. W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, I. B. p. 142, 143 u. die daselbst citirte Litteratur.

3) In der I. Auflage wurden in Folge eines Versehens die Transpirationsverluste für 10 qdm, statt für 1 qdm Oberfläche berechnet.

4) Fr. Unger, Untersuchungen über die Transpiration der Gewächse, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., 44. B. 1861, p. 205 ff.

5) Ueber Bau und Function der Wachsüberzüge vgl.: de Bary, Ueber die Wachsüberzüge der Epidermis, Bot. Ztg. 1871, p. 128 ff.; J. Wiesner, ebendaselbst 1871, p. 771 ff. und 1876, p. 225 ff.; Friedr. Haberlandt, Wissensch.-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, Wien, C. Gerold's Sohn, 1877, II. B., p. 156; A. Tschirch, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. Linnaea, Neue Folge, Bd. IX, Heft 3 und 4 (1881) p. 147 ff.



6) E. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfrass, Jenaische Zeitschrift f. Naturw., Bd. 12, 1888. F. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchung der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889.

7) H. Graf zu Solms-Laubach, Ueber einige geformte Vorkommnisse oxalsauren Kalkes in lebenden Zellmembranen, Bot. Ztg. 1871. A. Heimerl, Ueber Einlagerung von Calcium-Oxalat in die Zellwand bei Nyctagineen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 93. Bd.; I. Abth. 1886.

8) Vgl. G. Haberlandt, Eine botanische Tropenreise, Leipzig, 1893, p. 105 ff. J. Wiesner, Die natürlichen Einrichtungen zum Schutze des Chlorophylls der lebenden Pflanze, Festschrift der zoolog.-bot. Gesellschaft in Wien. 1876.

9) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt. Ein Beitrag zur Pflanzenbiologie, Annales du Jardin Bot. de Buitenzorg, 1893, Vol. XI. p. 114.

10) H. Ambronn, Ueber Poren in den Aussenwänden von Epidermiszellen, Pringsheims Jahrbücher, Bd. XIV. p. 82 ff.

11) Fr. v. Höhnel, Ueber eine eigenthümliche Verbindung des Hypoderma mit der Epidermis; Wissenschaftlich-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues, herausgeg. von Fr. Haberlandt, I. B. 1875, p. 149. Ferner: Vergleichende Untersuchung der Epidermis der Gramineenspelzen und deren Beziehung zum Hypoderma, ebendaselbst, p. 162.

12) K. Radlkofer, Monographie der Gattung Serjania, 1875, p. 100.

13) A. Stöhr, Ueber das Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen-Laubblätter, Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien, 79. Bd. I. Abth., Jahrg. 1879.

14) M. Westermaier, Ueber Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesystems, Pringsheims Jahrbücher f. wissensch. Botanik, Bd. XIV, Heft 1, 1883, p. 43 ff.

15) G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887, p. 52 ff.

16) Die Leistungsfähigkeit der gewöhnlichen Epidermis als Wassergewebe. Zu den Berechnungen und Versuchen wurden Blätter von Aesculus Hippocastanum, Corylus Avellana und Pirus communis verwendet, für welche ich schon bei früherer Gelegenheit (Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. in Wien, B. CI, Abth. I, 1892) die täglichen Transpirationsgrössen bestimmt hatte. Die Höhe der beiderseitigen Epidermen beträgt zusammen bei Aesculus 0,025 mm, bei Corylus 0,02 mm, bei Pirus 0,0325 mm. Danach beträgt das Volum der beiderseitigen Epidermis pro 1 qdm:

bei Aesculus	0,25 ccm
» Corylus	0,20 »
» Pirus	0,325 »

Bei der Annahme, dass die Epidermis bei Fortdauer der gewöhnlichen Transpiration und sistirter Wasserzufuhr durch Wasserabgabe auf die Hälfte ihres Volums reducirt wird, stehen dem Mesophyll pro 1 qdm nachstehende Wassermengen zur Verfügung:

bei Aesculus	0,125 g
» Corylus	0,1 »
» Pirus	0,162 »

Bei den im August im Freien angestellten Transpirationsversuchen betrug die Transpirationsgrösse pro 1 qdm:

	pro Tag	pro Stunde
für Aesculus	1,37 g	0,057 g
» Corylus	3,33 »	0,138 »
» Pirus	5,97 »	0,248 »

Die Epidermis könnte demnach bei Aesculus 2 Stunden 13 Minuten, bei Corylus 48 Minuten, bei Pirus 39 Minuten lang den Transpirationsverlust decken.

Dieser Berechnung wurden normale Transpirationsgrössen zu Grunde gelegt, wie sie an in Wasser stehenden Zweigen mit offenen Spaltöffnungen zu beobachten sind. Da aber bei eintretendem Welken die Spaltöffnungen der genannten Pflanzen geschlossen werden, so entspricht es mehr den natürlichen Verhältnissen, der Berechnung nicht die stomatären, sondern

die viel geringeren cuticularen Transpirationszahlen zu Grunde zu legen. Diese letzteren wurden nun für die erwähnten Pflanzen in der Weise ermittelt, dass man etwas angewelkte Blätter nach Verklebung der Schnittflächen ihrer Blattstiele 24 Stunden lang bei einer Temperatur von 18—19° C. und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 70—75% transpiriren liess. Nach 24 Stunden waren die Blätter nicht viel welker als zu Beginn des Versuches; blos bei Corylus begannen die Blattzähne zu vertrocknen. Die Transpirationsgrösse betrug pro 1 qdm:

	pro Tag	pro Stunde
für Aesculus . . .	0,180 g	0,0075 g
» Corylus	0,407 »	0,017 »
» Pirus	0,562 »	0,023 »

Die cuticulare Transpirationsgrösse verhält sich daher zur Gesammttranspirationsgrösse (cuticulare und stomatäre Transpiration) bei Aesculus wie 1 : 7,6, bei Corylus wie 1 : 8,1, bei Pirus wie 1 : 10,6.

Nehmen wir wieder an, dass die Epidermis durch Transpirationsverlust auf die Hälfte ihres Volums zusammensinkt, so decken die dadurch verfügbaren Wassermengen den cuticularen Transpirationsverlust bei Aesculus 16 Std. 36 Min., bei Corylus 5 Std. 52 Min., bei Pirus 7 Std. 2 Min. lang. Wenn auch selbstverständlich diese Zeitangaben nichts weniger als genau sein können, so geben sie doch eine ungefähre Vorstellung von der Leistungsfähigkeit der gewöhnlichen Epidermis als Wassergewebe.

17) H. v. Mohl, Untersuchungen über die winterliche Färbung der Blätter (1837), Vermischte Schriften p. 375 ff. G. Haberlandt, Untersuchungen über die Winterfärbung ausdauernder Blätter, Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. in Wien, 72. Bd., I. Abth. 1876. A. Kerner von Marilaun, Pflanzenleben, I. Bd., p. 486 u. 504. L. Kny, Zur physiologischen Bedeutung des Anthokyans, Atti del Congresso botanico internazionale 1892.

18) Vgl. E. Warming, Bot. Centralblatt, Bd. 16, 1883, p. 350. Focke, Schutzmittel der Pflanzen gegen niedere Pilze, Kosmos X. E. Stahl, Pflanzen und Schnecken, p. 32 ff.

19) E. Meyen, Die Secretionsorgane der Pflanzen, Berlin 1837. A. Weiss, die Pflanzenhaare, in Karsten's bot. Untersuchungen, Berlin 1867. F. Rauter, Zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde, Denkschriften der Wiener Akademie, Bd. 31, 1871. O. Uhlworm, Beiträge zur Entw. der Trichome, Bot. Ztg. 1873.

20) Bei dem oben mitgetheilten Versuche über die Transpiration eines behaarten und eines geschorenen Laubblattes von Stachys lanata ist an eine Fehlerquelle zu denken, welche darauf beruht, dass bei Entfernung des Haarkleides eine Anzahl von nicht cutinisirten Querwänden der mehrzelligen, lufterfüllten Haare blossgelegt wird. Da die Haare unverzweigt sind, so lässt sich durch folgende Berechnung nachweisen, dass die genannte Fehlerquelle zu unbedeutend ist, um in Betracht gezogen zu werden. Die Oberseite des Laubblattes von Stachys lanata besitzt 120 Haare pro 1 qmm. Das geschorene Blatt besass einen Flächeninhalt von 12,92 qcm, die Blattoberseite trug also 155 040 Haare. Der Flächeninhalt einer Querwand beträgt, bei einem Durchmesser von 0,011 mm, 0,000095 qmm; der Flächeninhalt sämmtlicher Haar-Querwände, die blossgelegt wurden, betrug demnach $0{,}000095 \times 155\,040 = 14{,}73$ qmm. Setzt man ihre Transpirationsgrösse selbst der einer freien Wasserfläche (rund 7 g pro Tag und 1 qdm) gleich, so beträgt ihre Transpiration in 24 Std. blos 0,01 g. Das ist aber gegenüber dem Transpirationsverluste von 0,915 g, welchen das geschorene Blatt in 24 Std. erfuhr, eine zu vernachlässigende Grösse. Selbstverständlich ist der Fehler thatsächlich noch viel geringer.

21) K. Goebel, Die Vegetation der venezolanischen Paramos, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil 1891.

22) Ueber Brennhaare vgl.: Schleiden, Grundzüge der wiss. Bot. II. Aufl., I. Th., p. 269. v. Mohl, Bot. Ztg., 1861, p. 219. Duval-Jouve, Etude sur les stimulus d'ortie, Bulletin de la soc. bot. de France, T. 14, 1867. G. Haberlandt, Zur Anatomie und Physiologie der pflanzlichen Brennhaare, Sitzungsberichte der Wiener Akademie d. Wissensch., 93. Bd., I. Abth. 1886.

23) Rob. Keller, Ueber Erscheinungen des normalen Haarverlustes an Vegetationsorganen der Gefässpflanzen, Nova acta der k. Leop. Carol. d. Akad. d. Naturf., Bd. 55, 1890.

24) H. Mohl, Untersuchungen über die Entwickelung des Korkes und der Borke auf der Rinde der baumartigen Dicotylen, Vermischte Schriften, p. 212 ff. C. Sanio, Vergl. Untersuchung über den Bau und die Entwickelung des Korkes, Pringsheim's Jahrbücher, II. Bd.,

p. 39 ff. G. Haberlandt, Ueber die Nachweisung der Cellulose im Korkgewebe, Oesterr. bot. Ztschr. 1875. Fr. v. Höhnel, Ueber Kork und verkorkte Gewebe überhaupt, Sitzungsber. der Wiener Akademie, 76. Bd. 1877. de Bary, Vergl. Anatomie p. 114—121 und 560—575. K. Kügler, Ueber das Suberin, Strassburger Inaug.-Dissert. 1884. E. Gilson, La subérine et les cellules du liège, La Cellule etc. herausgeg. von Carnoy, T. VI. 1890. van Wisselingh, Sur la lamelle subéreuse et la subérine, Archives néerlandaises, T. 26, 1893. — Wiesner's »Saftperiderm« ist nichts Anderes als junges, noch nicht vertrocknetes Korkgewebe; vgl. Wiesner, Ueber das Saftperiderm, Oesterr. bot. Zeitschrift 1890.

25) C. Nägeli, Ueber die Verdunstung an der durch Korksubstanz geschützten Oberfläche von lebenden und todten Pflanzentheilen, Bot. Mittheilungen, Bd. I., 1863, p. 28 ff. K. Eder, Untersuchungen über die Ausscheidung von Wasserdampf bei den Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 72. Bd. I. Abth. 1875.

26) G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 72. Bd. I. Abth. 1875.

27) Wiesner und Pacher, Ueber die Transpiration entlaubter Zweige und des Stammes der Rosskastanie, Oesterr. bot. Zeitschrift, 1875 Nr. 5.

28) Vgl. C. Mikosch, Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dicotyler Holzgewächse, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 73. Bd. I. Abth. Jahrg. 1876.

29) S. Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, Abhandlungen der k. Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1882 p. 39 des Separatabdruckes.

30) G. Berthold, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XIII. p. 685 ff. A. Hansen, Ueber Stoffbildung bei den Meeresalgen, Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, 11. Bd. 1.—2. Heft 1893.

31) A. de Bary, Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884 p. 32 ff. u. 444.

32) Fr. Schwarz, Ueber die Entstehung der Löcher und Einbuchtungen an dem Blatte von Philodendron pertusum, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 77. Bd. I. Abth. 1878. E. Pfitzer, Pringsheim's Jahrb. Bd. VIII. p. 40 ff.

Vierter Abschnitt.

Das mechanische System.

I. Allgemeines.

Eine der wichtigsten Voraussetzungen für das Gedeihen, ja für die gesammte Existenz der Pflanze besteht in dem Vorhandensein von Einrichtungen, welche die Festigung aller ihrer Organe und ihres wechselseitigen Zusammenhanges zur Aufgabe haben. Je höher differenzirt die betreffende Pflanze ist, je vielgestaltiger und zahlreicher ihre einzelnen Organe sind, desto leichter werden natürlich mechanische Eingriffe aller Art den Aufbau und die Gestaltung der Pflanze schädigen. Diese mechanischen Eingriffe äussern sich in verschiedener Weise; sie bewirken bei ungenügender Festigkeit ein Zerbrechen, Zerreissen, Zerdrückt- oder Zerquetschtwerden der betreffenden Pflanzentheile, und gegen diese Beschädigungen hat sich die Pflanze zu schützen, indem sie ihre Organe je nach Bedürfniss, d. h. je nach der Art ihrer Inanspruchnahme bald biegungsfest (gegen Zerbrechen), bald zugfest (gegen Zerreissen), säulen- oder strebefest (gegen Einknicken), schubfest (gegen Abscheeren) oder druckfest ausbildet.

Einrichtungen zur Herstellung der nothwendigen Festigkeit bedarf jede Pflanze, die unscheinbare Fadenalge sowohl, wie ein mächtiger Baumriese. Der Zellfaden der Alge muss gegen das Zerreissen und Einknicken geschützt sein, und wenn wir die Algenrasen betrachten, welche in reissenden Gebirgswässern die Steine bedecken, so müssen wir uns sagen, dass die Festigkeit ihrer zarten Zellfäden nicht unbedeutenden Ansprüchen zu genügen hat. Wenn wir uns dann andererseits einen Repräsentanten unserer Laubwälder vor Augen halten, so werden uns bald die so verschiedenartigen Ansprüche klar, welche an die Festigkeit seiner Organe gestellt werden. Zunächst hat der Stamm das Gewicht der mächtigen Krone, ihrer Ast- und Laubmassen zu tragen: er muss nach Art einer Säule strebefest gebaut sein. Die schief oder horizontal abstehenden Aeste sind in gleicher Weise belastet und werden auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen. Besitzt der Baum an langen Stielen hängende Früchte, wie z. B. die Platane, so werden die ersteren auf Zugfestigkeit beansprucht. Wenn dann ein Sturm weht, erhöhen und vervielfältigen sich die Ansprüche. Der Stamm und die Aeste müssen biegungsfest sein, um nicht zu zerbrechen. Die Blätter würden vom Sturme zerfetzt werden, wenn sie nicht schubfest gebaut wären und wenn nicht ihre Ränder noch besondere Schutzeinrichtungen gegen das

Einreissen besässen. Und indem der Sturm den ganzen Baum zu entwurzeln trachtet, erstreckt sich die Inanspruchnahme der Festigkeit auch auf das gesammte Wurzelsystem, dessen einzelne Theile ihre Zugfestigkeit erproben müssen, in ganz ähnlicher Weise wie die Ankertaue eines im Hafen vom Sturm gepeitschten Schiffes.

So wie die festen Zellwandungen der Pflanze ihre eigenartige Gestaltbildung, die Differenzirung der Organe, überhaupt erst möglich machen, da ohne Cellulosematerial die gestaltbildende Thätigkeit der an sich formlosen Plasmaindividuen ganz erfolglos wäre, ebenso ermöglichen die Zellwandungen zugleich die Erhaltung jener Eigengestalt der Pflanze und ihrer Organe, indem sie die hierzu erforderliche Festigkeit herstellen. Zu diesem Zwecke werden von der Pflanze verdickte, sowie unverdickte Zellwandungen verwendet. Dünne Zellwände vermögen freilich an sich keine nennenswerthe Festigkeit zu erzielen. Sie erlangen erst dann eine mechanische Bedeutung, wenn sie durch den hydrostatischen Druck des Zellsaftes gespannt und in Folge dessen straff werden: der Turgor muss hinreichend gross sein. Es handelt sich hier um dieselbe Erscheinung, welche uns ein schlaffer dünnwandiger Kautschukschlauch zeigt, wenn Luft oder Wasser in denselben eingepresst wird; der Schlauch ist nunmehr viel straffer, weniger leicht biegsam geworden. Jede krautige Pflanze, welche im welken Zustande ihre Laubblätter hängen lässt, lehrt uns, dass im frischen, turgescenten Zustande die Festigkeit der dünnwandigen, aber durch den Turgor gespannten Zellen ausreicht, um das Gewicht der im welken Zustande hängenden Organe zu überwinden, und dieselben in jenen Lagen zu erhalten, welche sie ihrer Function gemäss einnehmen sollen.

Es ist leicht einzusehen, dass die mittelst dünnwandiger Zellen unter Mitwirkung des Turgors erzielte Festigkeit von äusseren Einflüssen, namentlich von der Boden- und Luftfeuchtigkeit viel zu sehr abhängig ist, um grösseren Pflanzen eine dauernde Festigkeit zu verleihen. Gerade zu jener Zeit, in welcher die Biegungsfestigkeit der oberirdischen Organe am meisten in Anspruch genommen wird, während eines länger andauernden Windes, sinkt in Folge der erhöhten Transpiration der Turgor der Gewebe und hiermit auch die durch ihn bedingte Festigkeit. Die Pflanze muss daher mit verlässlicheren Einrichtungen ausgestattet sein, um sich die für ihre Existenz nothwendige Festigkeit dauernd zu erhalten. Dies ist nur möglich, indem das Princip der Arbeitstheilung Platz greift und ganz bestimmten Geweben die Herstellung der erforderlichen Festigkeit überträgt. Diese Gewebe werden in mehr oder minder hervorragender Weise diesem speciellen Zwecke angepasst sein, und es wird sich diese Anpassung nicht nur in einer beträchtlichen Verdickung der Zellwandungen d. i. in quantitativer Hinsicht äussern, sondern auch in Bezug auf die Qualität des in Form von Zellwänden auftretenden festen Baumaterials, dessen physikalische Eigenschaften sich von jenen der gewöhnlichen Cellulosewände im Sinne einer besseren Eignung zu mechanischen Zwecken vortheilhaft unterscheiden werden. So kommt es zur Ausbildung von »specifisch-mechanischen« Zellen und Geweben, zur Ausbildung des »Stereoms«, mit dessen Bau und Anordnung wir uns im folgenden zu beschäftigen haben.

II. Die mechanischen Zellen.
(Stereiden.)

A. Morphologie der mechanischen Zellen.

1. **Bastzellen.** Der Begriff des »Bastes« [1]) ist bedeutend älter, als die pflanzliche Gewebelehre. Von altersher bezeichnet man mit diesem Ausdrucke, welcher etymologisch mit »Binden«, »Band« zusammenhängt, die zum Binden verwendbaren, geschmeidigen Theile der Rinde verschiedener Baumarten. So deutet schon die Bezeichnung, in ihrem ursprünglichen Sinne wenigstens, auf die hervorragenden mechanischen Eigenschaften dieses Gewebes hin, welches unter allen mechanischen Gewebearten als das häufigste und wichtigste zu betrachten ist.

Die Bastzellen [2]) gehören zu den prosenchymatischen Zellformen; sie besitzen eine langgestreckte, spindelförmige Gestalt mit pfriemenförmig zugespitzten Enden. Diese Zellform kommt dadurch zu Stande, dass die in den allerersten Entwicklungsstadien noch mehr oder weniger rechtwinkeligen Querwände in Folge specifischer Wachsthumseigenthümlichkeiten eine immer schiefer werdende Lage annehmen, wodurch sich jede einzelne Bastzelle zwischen ihre Nachbarinnen gleichsam einkeilt. In gewissen Fällen wird dieses Einkeilen noch verstärkt durch ein selbständiges Spitzenwachsthum der sich entwickelnden Zellen, wie ein solches von mir für Vinca major ziffermässig nachgewiesen wurde. Dass auf diese Weise die wechselseitige Verbindung der Bastzellen in Folge der Vergrösserung ihrer Berührungsflächen zu einer sehr festen wird, liegt auf der Hand, und in dieser Herstellung eines möglichst festen Verbandes der einzelnen Gewebselemente liegt die physiologische, d. h. mechanische Bedeutung der prosenchymatischen Zuspitzung der Zellen. Es werden derart auch die Querwände, welche sonst mechanisch kaum wirksam wären, zu einer Leistung im Interesse der Festigkeit des Pflanzentheiles herangezogen.

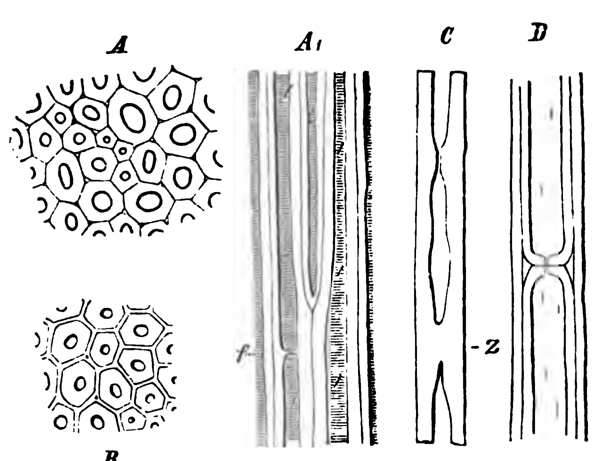


Fig. 45. [1]) Bastzellen im Quer- und Längsschnitt. *A* Bastzellen aus einem Zweige des Fruchtstandes der Dattelpalme im Querschnitt; *A*[1] dieselben im Längsschnitt; in der Mitte das zugespitzte Ende einer Bastzelle, bei *f* eine dünne Querwand; die Zelllumina sind schraffirt. *B* Bastzellen aus der Rinde eines Zweiges von Buxus sempervirens im Querschnitt. *C* Bastzelle von Urena sinuata mit ungleichmässig verdickten Wandungen, bei *Z* ist das Lumen ganz verschwunden (nach Wiesner). *D* stumpfe Bastzellen aus dem Blüthenschafte von Allium multibulbosum.

Eine in ihrer Bedeutung noch räthselhafte morphologische Eigenthümlich-

keit sind die localen Erweiterungen oder Ausbauchungen der Bastzellen mancher Pflanzen (Asclepiadeen, Apocyneen, Linum usitatissimum u. a.), in denen, wie Krabbe gezeigt hat, sehr häufig Einkapselungen des Protoplasmas durch neugebildete Cellulosehäute erfolgen (Fig. 46).

Eine seltene Abweichung von der typischen prosenchymatischen Form der Bastzellen bilden die Stereiden im Blüthenschafte der meisten Allium-Arten, welche bei einer Länge von 4—5 mm ganz stumpfe Zellenden mit rechtwinkelig gestellten Querwänden besitzen (Fig. 45, *D*).

Die Länge der Bastzellen schwankt innerhalb weiter Grenzen. Im Allgemeinen gehört ihre Länge mit zu den specifischen Eigenschaften der betreffenden Pflanzenart. Am gewöhnlichsten sind Bastzellen in der Länge von 1—2 mm. In der nachstehenden Zusammenstellung sind die Längen und Breitendimensionen der Bastzellen einiger Pflanzenarten mitgetheilt.

	Länge	Grösste Breite.
Lindenbast.	0,875—1,25 mm	0,031—0,25 mm
Jute-Bast (Corchorus spec.)	0,8—4,1 -	0,016 -
Leinbast	20—40 -	0,15—0,17 -
Hanfbast	10 mm und darüber	0,15—0,28 -
Nesselbast (Urtica dioica) bis	77 mm	—
Bast von Boehmeria nivea bis	220 -	0,04—0,08 -

Unter den Bastzellen finden sich demnach die längsten Zellen des Pflanzenreiches vor.

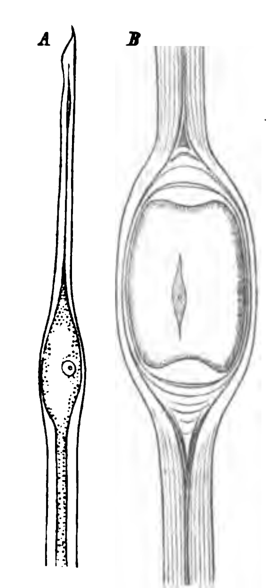


Fig. 46. *A* Bastzelle mit einer Anschwellung von Linum perenne; *B* locale Anschwellung einer Bastzelle von Nerium Oleander mit Einkapselung des Protoplasmas durch neugebildete Cellulosehäute.

Die Wandungen der Bastzellen sind stets mehr oder weniger stark verdickt, und zwar, wenn man von wenigen Ausnahmen absieht, ringsum in gleichmässiger Weise. Das Lumen ist in Folge dessen oft sehr verengert; bei den Bastzellen der Corchorusarten verschwindet es sogar stellenweise gänzlich. Die Mittellamellen sind meist sehr zart, zuweilen (z. B. bei Buxus) nicht unansehnlich verdickt. Die secundären Verdickungsschichten sind meist sehr mächtig entwickelt, die Schichtung oft deutlich erkennbar. Eine auf Wassergehaltsdifferenzen beruhende Streifung tritt an den Bastzellmembranen der Apocyneen und Asclepiadeen auf. Sehr charakteristisch für die typischen Bastzellen sind die spaltenförmigen Tüpfelcanäle, welche die Wandungen in longitudinaler oder schiefer Stellung durchsetzen (Fig. 45 A_1, *D*). Am häufigsten sind die schief gestellten Tüpfel, deren Stellung mit seltenen Ausnahmen einer linksläufigen Schraubenlinie entspricht. Diese Stellungsrichtung der Tüpfel ist deshalb von Bedeutung, weil aus derselben die Richtung der Molecularreihen erschlossen werden kann. Verschiedene Thatsachen sprechen nämlich dafür, dass man sich in prosenchymatischen Zellen die kleinsten Membranpartikelchen reihenweise verwachsen zu denken hat, so dass sie überaus zarte, mikroskopisch nicht mehr wahrnehmbare Fibrillen darstellen[3]). Die Wandungen einer Bastzelle mit schiefgestellten Tüpfeln beständen demnach aus einem mehrfach gedrehten, von einem Canale, dem Zell-

lumen, durchzogenen Bündel solch feinster und überaus zahlreicher Fasern. Man könnte also die Bastzelle mit einem Tau vergleichen, dessen einzelne Fasern ja gleichfalls in Schraubenlinien verlaufen. Und so wie die Tordirung der Faserbündel des Taues die Festigkeit desselben erhöht, so dürfte auch der schraubenlinige Verlauf der Molecularreihen in den Bastzellwänden mechanisch vortheilhaft sein.

Hinsichtlich der chemischen Beschaffenheit der Wandungen ist zu erwähnen, dass ihre Verdickungsschichten gewöhnlich aus ziemlich unveränderter Cellulose bestehen. Häufig kommen allerdings auch verholzte Wandungen vor, und zwar in allen Abstufungen der Verholzung. Eine durchgreifende Beziehung zwischen der chemischen Beschaffenheit der Bastzellwände und ihren mechanischen Eigenschaften scheint nicht vorhanden zu sein.

So lange die Bastzelle wächst und ihre Wände verdickt, besitzt sie natürlich einen lebenden Protoplasten. Bei den Asclepiadeen, Apocyneen und Urticaceen sind die Bastzellen, wie Treub gezeigt hat, typisch mehrkernig. Das Gleiche gilt nach meinen Beobachtungen für die Bastzellen des Leins und verschiedener Leguminosen. Mit Rücksicht auf die oft so beträchtliche Länge der Bastzellen kann bei ihrem bedeutenden activen Längenwachsthum und ihrer starken Membranverdickung eine Mehrzahl von Kernen nur vortheilhaft sein. Möglicherweise ist auch die häufige »Fächerung« der Bastzellen von diesem Gesichtspunkte aus zu betrachten. Dieselbe kommt dadurch zu Stande, dass mehrere zarte Querwände die Bastfaser in einzelne Fächer theilen, deren jedes entwickelungsgeschichtlich eine einzelne Zelle repräsentirt. Die dünnen Querwände sind in mechanischer Hinsicht gänzlich bedeutungslos, ihre Bildung kann demnach nicht der Zweck der Fächerung sein. Wohl aber ist es wie gesagt möglich, dass dadurch die Mehrkernigkeit der Gesammtfaser angestrebt wird. — In ausgewachsenen Bastzellen sind die lebenden Protoplasten überflüssig und gehen demnach meistens zu Grunde. Das Zelllumen wird dann von wässeriger Flüssigkeit oder von Luft erfüllt.

Mit den typischen Bastzellen vollkommen übereinstimmende Stereiden kommen bereits bei den Laubmoosen vor. Ihre prosenchymatische Zuspitzung ist zuweilen eine so scharfe (Blattnerv von Atrichum undulatum), wie sie sogar bei Monocotylen nur selten beobachtet wird. Auch sind sie nicht selten mit längs oder linksschief verlaufenden spaltenförmigen Tüpfeln versehen (Climacium dendroides). — Ihre höchste und vollkommenste Ausbildung erreichen die Bastzellen unstreitig bei den Monocotylen, speciell den Gräsern und Cyperaceen.

2. Libriformzellen. Die Unterscheidung zwischen Bast- und Libriformzellen gründet sich nicht so sehr auf thatsächlich vorhandene morphologische Unterschiede, sie leitet ihre Berechtigung vielmehr in erster Linie von der topographischen Lagerung ab. Es ist nämlich seit Sanio, welcher den Begriff des Libriforms, der »bastfaserähnlichen Zellen« aufgestellt hat, fast allgemein üblich, die Stereiden des Holzes der Dicotylen mit dem obigen Ausdruck zu bezeichnen. Allgemeiner und wohl auch richtiger gesagt, pflegt man alle innerhalb des Verdickungsringes auftretenden mechanischen Zellen als Libriformzellen den ausserhalb des Verdickungsringes gelegenen »echten Bastzellen« gegenüber zu stellen. Es ist einleuchtend, dass die Aufstellung des Verdickungsringes als Grenzzone zwischen verschiedenen Zellformen eine ganz willkürliche, weil aus-

schliesslich auf topographischer Grundlage beruhende ist. Für die physiologische Function, d. i. im vorliegenden Falle die mechanische Bedeutung einer bestimmten Zellform, ist es an sich gleichgiltig, ob die betreffenden Elemente innerhalb oder ausserhalb des Verdickungsringes gelegen sind. — Aus Zweckmässigkeitsgründen kann aber eine ausführliche Besprechung des Libriforms erst im XII. Abschnitte erfolgen.

3. Collenchymzellen[4]). Während die Bast- und Libriformzellen ihrer Aufgabe, die Festigkeit ausgewachsener Pflanzentheile herzustellen, in sehr vollständiger Weise Genüge leisten, wären dieselben in jungen, streckungsfähigen Organen durchaus nicht am Platze. Man darf eben nicht ausser Acht lassen, dass die vollkommen ausgebildeten Bastzellen nur mehr aus todten Zellhautgerüsten bestehen, welchen selbstverständlich jedes weitere Wachsthumsvermögen vollständig abgeht. Wir brauchen uns blos ein junges, im Längenwachsthum begriffenes Organ mit Strängen aus Bastzellen ausgestattet zu denken, um alsbald das Irrationelle einer solchen Combination einzusehen. Es könnte in diesem Falle nur zweierlei eintreten; entweder wäre der Bast zugfest genug, um ein ausgiebiges Wachsthum des Organes geradezu unmöglich zu machen; oder die Bastzellen würden reissen und so zu jeder ferneren mechanischen Leistung untauglich werden. In Streckung begriffene Organe benöthigen daher ein mechanisches Gewebe, welches selbst noch streckungs- d. h. wachsthumsfähig ist. Dieses Gewebe ist das Collenchym. — Seine Bedeutung als Skeletgewebe noch wachsender Pflanzentheile schliesst übrigens nicht aus, dass es in vielen ausgewachsenen doch krautig bleibenden Organen (Blattstielen etc.) auch dauernd als mechanisches Gewebe dient.

Wegen seiner Geschmeidigkeit und Wachsthumsfähigkeit findet das Collenchym endlich auch in den als Bewegungsorgane fungirenden Gelenkpolstern der Leguminosenblätter, in den Knoten der Gramineen etc. Verwendung.

Ihrer Gestalt nach kann man prosenchymatische und parenchymatische Collenchymzellen unterscheiden, zwischen welchen es übrigens alle Uebergänge giebt. Die ersteren erreichen eine beträchtliche Länge (bis zu 2 mm), sind sowie die Bastzellen häufig gefächert und besitzen meistens spaltenförmige, longitudinal gestellte Tüpfel.

Die typischen Collenchymzellen zeichnen sich durch eine ganz charakteristische Verdickungsweise ihrer Wandungen aus. Die Verdickung ist nämlich keine ringsum gleichmässige, sie beschränkt sich vielmehr ausschliesslich auf die Zellkanten, oder ist doch hier viel auffälliger als an den übrigen Zellwandpartien (Fig. 47 *B*). Diese Eigenthümlichkeit steht in engster Beziehung zur Function des Collenchyms als mechanisches Gewebe der im Wachsthum begriffenen Pflanzentheile. Dadurch, dass zwischen den verdickten Wandpartien ganz unverdickte oder nur schwach verdickte Membranstreifen sich befinden, wird nämlich ein doppelter Vortheil erreicht. Erstens bedingt diese Bauart eine grössere Plasticität des ganzen Gewebes, indem die einzelnen Fasern nicht unverrückbar mit einander verbunden sind; ein mechanischer Vortheil, welcher sich namentlich beim Dickenwachsthum des betreffenden Organes geltend macht. Die unverdickten Membranstreifen erleichtern aber ausserdem noch den osmotischen Stoffverkehr zwischen den einzelnen Zellen, wodurch die Ernährung derselben, die Zufuhr neuen Baumaterials in hohem Grade begünstigt wird.

Die soeben geschilderte typische Form des Collenchyms wird von Carl Müller als »Eckencollenchym« bezeichnet. Treten längs der verdickten Zellkanten Intercellulargänge auf, so spricht er von »Lückencollenchym« (z. B. bei Petasites-Arten und anderen Compositen, Fig. 47 *D*). Sind blos die tangentialen Wände gleichmässig verdickt, so kommt ein »Plattencollenchym« zu Stande (Astrantia-Arten, Sanguisorba u. a., Fig. 47 *C*). Bei allseitiger Wandverdickung,

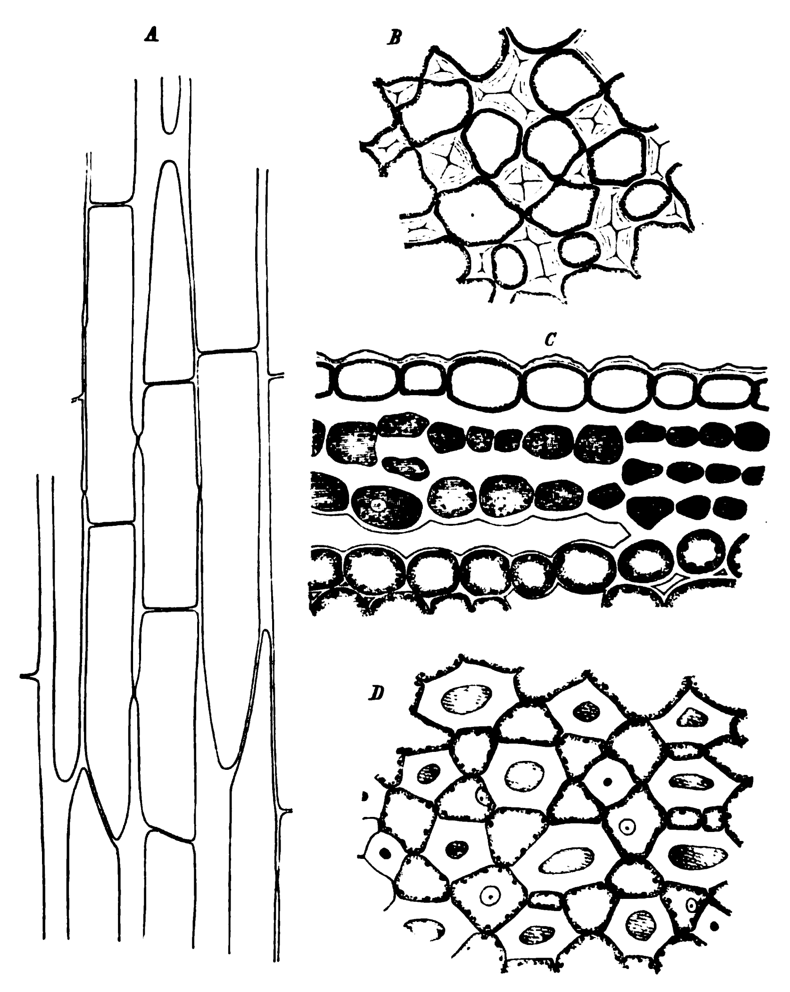


Fig. 47. *A* Längsschnitt, *B* Querschnitt durch das Collenchym des Blattstieles von Salvia Sclarea; *C* Querschnitt durch das Plattencollenchym des Blattstieles von Astrantia major. *D* Querschnitt durch das Lückencollenchym des Blattstieles von Petasites niveus; die Intercellularen sind in letzterer Figur schraffirt.

scharfer Differenzirung des Innenhäutchens und mangelnder Sichtbarkeit der Mittellamellen kann von »Knorpelcollenchym« gesprochen werden, wie denn überhaupt der Vergleich des pflanzlichen Collenchyms mit dem thierischen Knorpelgewebe nicht unzutreffend ist.

Die verdickten Collenchymzellwände zeichnen sich durch starkes Licht-

brechungsvermögen aus und fallen auf Querschnitten durch ihren hellen Glanz besonders auf. Bei Behandlung mit Chlorzinkjodlösung oder Jod und Schwefelsäure nehmen sie eine hellblaue Färbung an; sie stehen also hinsichtlich ihrer chemischen Beschaffenheit der sog. reinen Cellulose noch näher als die Bastzellwände. Bemerkenswerth ist der hohe Wassergehalt der Collenchymzellwand. Dieselbe enthält nach J. Cohn 60—70 % ihres Gesammtgewichtes an Wasser, während verholzter Bast und Holz nur 20—40 % enthalten. Der Wassergehalt nimmt vom Zelllumen aus gegen die Mitte der verdickten Zellkanten zu. Wie aus der Contraction in wasserentziehenden Mitteln (absol. Alkohol) hervorgeht, ist das Wasser hauptsächlich in radialer, weniger in tangentialer, am wenigsten in longitudinaler Richtung eingelagert. So wurde z. B. von J. Cohn bei Eupatorium cannabinum in radialer Richtung eine Contraction von 22—33 %, in tangentialer eine solche von 7—12 %, in longitudinaler eine Verkürzung von nur $^1/_2$—$^3/_4$ % beobachtet. Diese geringe Verkürzung in letztgenannter Richtung wurde schon früher von Ambronn festgestellt. Sie lehrt uns, dass die kleinsten Partikelchen der Membran in longitudinaler Richtung am innigsten mit einander verkettet sind, d. i. in jener Richtung, in welcher die mechanische Inanspruchnahme der Membran erfolgt.

Die Collenchymzellen besitzen im Gegensatz zu den Bastfasern auch dann noch einen lebenden Plasmaschlauch, wenn sie in bereits ausgewachsenen Pflanzentheilen als mechanisches Gewebe fungiren. Auch enthalten sie fast immer Chlorophyllkörner, wenn auch nur in geringer Menge, so dass sie wenigstens einen Theil der zu ihrem Wachsthum nothwendigen Baustoffe selbst erzeugen können.

4. Sklerenchymzellen[5]). Alle nicht prosenchymatischen Stereiden sollen in diesem Buche als Sklerenchymzellen oder »Sklereiden« (nach Tschirch) bezeichnet werden. Sie werden von der Pflanze meist zu localmechanischen Zwecken verschiedenster Art verwendet und sind in Folge dessen hinsichtlich ihres morphologischen Baues von grosser Mannigfaltigkeit.

Mehr oder weniger isodiametrische Sklerenchymzellen (Steinzellen, Brachysklereiden) treten am häufigsten in der Rinde dicotyler Holzgewächse auf, wo sie in der Regel aus der nachträglichen Sklerose von dünnwandigen Parenchymzellen hervorgehen und im Allgemeinen die Druckfestigkeit der Borke erhöhen helfen. Man kann sie hier in Bezug auf ihre Wirkungsweise den Sandkörnern vergleichen, welche der Maurer dem weichen Lehme beimischt, um seinen Zusammenhalt zu erhöhen, oder dem Glaspulver, welches der Guttapercha eingestreut wird, um sie incompressibler zu machen. Bei zahlreichen Laubhölzern (Quercus, Juglans, Carpinus, Betula, Fraxinus u. v. a.) werden in jungen Zweigen die isolirten Bastzellgruppen der Rinde durch Tangentialverbände aus Brachysklereiden zu einem geschlossenen Ring verbunden, der als »gemischter Ring«, wie ihn Tschirch bezeichnet, die Biegungsfestigkeit des Organes erhöht. — Bekannt sind ferner die aus isodiametrischen Sklereiden zusammengesetzten Steinkörperchen im Fruchtfleisch der Birne und anderer Pomaceen, welche von Potonié für Rudimente einer bei den Stammeltern vorhanden gewesenen Steinhülle erklärt werden und jetzt in dem zarten Fruchtfleisch möglicherweise eine ähnliche Rolle spielen, wie in der Rinde von Holzgewächsen. Das Gleiche gilt vielleicht auch für ihr Vorkommen in den fleischigen Wurzelknollen von

Paeonia, Dahlia u. a., während ihre Function im Marke verschiedener Pflanzen, z. B. bei Hoya carnosa, verschiedener Rosenarten etc. vollständig dunkel ist.

Stabförmige Sklerenchymzellen (Stabzellen, Makrosklereiden) mit abgestutzten Zellenden (Fig. 48 *B*) kommen gleichfalls in Baumrinden vor (Cinchona),

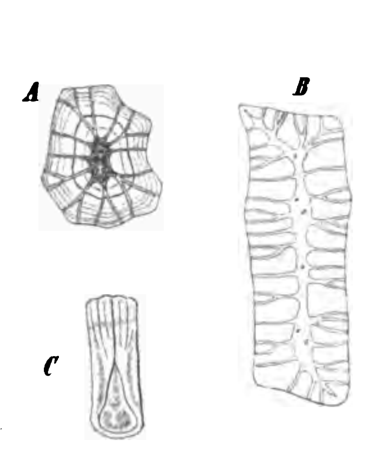


Fig. 48. *A* Sklerenchymzelle aus der Schale einer Wallnuss. *B* Stabförmige Sklerenchymzelle aus einem Birnenstiele. *C* Palissadenförmige Sklerenchymzelle aus der Samenschale von Phaseolus vulgaris.

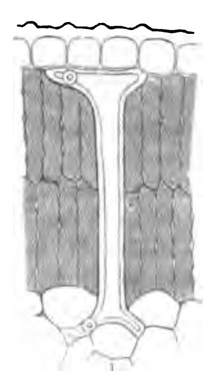


Fig. 49. Säulenzelle mit angrenzendem Palissadengewebe aus dem Blatt von Hakea suaveolens.

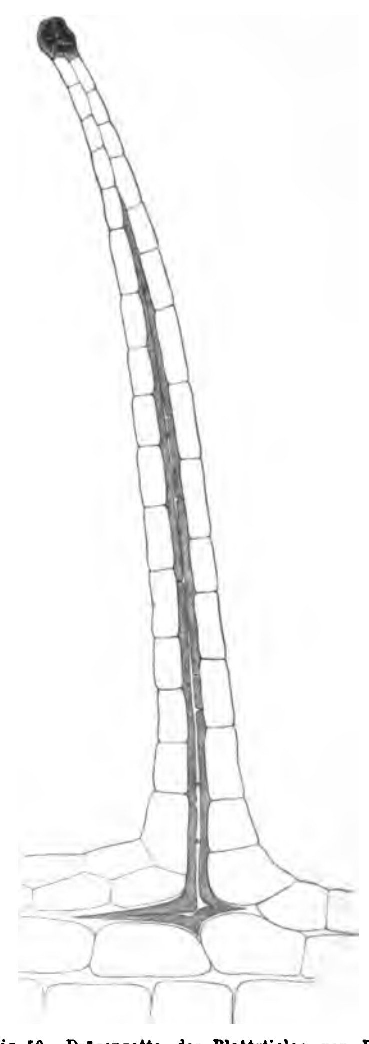


Fig. 50. Drüsenzotte des Blattstieles von Begonia imperialis, deren Stiel von einer an ihrer Basis hakig gekrümmten Sklerenchymzelle durchzogen wird.

sehr häufig auch in Frucht- und Samenschalen, wo sie bei senkrechter Orientirung zur Oberfläche als »Palissadensklerenchym« bezeichnet werden können Leguminosen, Cannabis u. a., Fig. 48 *C*). Daran schliessen sich hinsichtlich ihrer Gestalt die an den Enden knochenförmig erweiterten Osteosklereiden, die I- oder T-förmigen, an den Enden zuweilen verzweigten Strebe- und Säulenzellen, wie

sie z. B. im Blatt von Hakea vorkommen (Fig. 49), endlich die vielarmig verzweigten Astrosklereiden (Ophiurenzellen), deren einzelne Arme prosenchymatisch zugespitzt sind, und sowohl in Rinden (Abies pectinata, Larix europaea) als auch im Chlorophyllparenchym der Blätter verschiedener Pflanzen (Camellia, Olea, Fagraea, Dammara, Sciadopitys, Gnetum u. a.) auftreten und als Aussteifungseinrichtungen die derbe lederartige Beschaffenheit der betreffenden Blätter mitbedingen. Daran schliessen sich die unverzweigten, in ihrer Gestalt an Bastzellen erinnernden, aber mit kreisrunden Tüpfeln versehenen Sklereiden, welche die Drüsenzotten der Blattspreiten und Blattstiele von Begonia imperialis der Länge nach durchziehen (Fig. 50).

Die typische Sklerenchymzelle, wie sie z. B. in den Rinden der Bäume, im Fruchtfleisch der Birne, in den Schalen der Steinfrüchte vorkommt, besitzt meist stark verdickte und deutlich geschichtete Wände, wobei sich einzelne Schichtencomplexe oft scharf von einander abheben und einzelne Schalen bilden. Zahlreiche, häufig verästelte Tüpfelcanäle von rundem Querschnitt durchziehen die Wände (Fig. 48 *A*). Letztere sind nicht selten von gelblicher oder braunrother Farbe und zeichnen sich meist durch starke Verholzung aus. Der Plasmaleib ist in der Regel abgestorben; das oft sehr stark verengte Lumen wird von wässeriger Flüssigkeit oder von einer rothbraunen, körnigen Masse erfüllt.

B. Elasticität und Festigkeit der mechanischen Zellen.

Nachdem wir bereits in den vorstehenden morphologischen Auseinandersetzungen wiederholt Gelegenheit fanden, auf die Uebereinstimmung zwischen Bau und Function der mechanischen Zellen hinzuweisen, soll nunmehr in diesem Capitel ausführlich gezeigt werden, dass die mechanischen Zellen auch in Bezug auf die wichtigsten physikalischen Eigenschaften ihrer Membransubstanz den Anforderungen vollständig entsprechen, welche an sie als Elemente der Festigungseinrichtungen des Pflanzenkörpers gestellt werden. Die hier zu besprechenden Versuche über die Elasticität und Festigkeit der mechanischen Zellen sind zuerst von Schwendener ausgeführt und in seinem grundlegenden Werke über diesen Gegenstand beschrieben worden.[6]) Dieser Forscher wendete sein Augenmerk hauptsächlich den Bastzellen zu. Später hat Ambronn in seiner Abhandlung über das Collenchym die Festigkeits- und Elasticitätsverhältnisse der eben genannten Gewebeart einer eingehenden Besprechung unterzogen. Hieher gehörige Beobachtungen liegen ferner von Th. von Weinzierl, meinem Vater Friedr. Haberlandt u. A. vor.

Die von Schwendener angewandte Versuchsmethode war ganz einfach. Aus Blättern oder bastreichen Stengeltheilen wurden Riemen von ca. 150 bis 400 mm Länge und etwa 2—5 mm Breite herausgeschnitten und am oberen Ende in den Schraubstock, am unteren in eine starke Pincette gespannt, welche zugleich zum Anhängen der Gewichte eingerichtet war. Mittelst ganz einfacher Vorrichtungen wurde die durch die Belastung bewirkte Verlängerung, beziehungsweise die nach Wegnahme der Gewichte eintretende Verkürzung der Riemen bestimmt. Von den geprüften Riemen wurden Querschnitte angefertigt, mit Hülfe des Zeichenprismas bei angemessener Vergrösserung skizzirt, und

sodann die Querschnittsfläche der widerstandsfähigen Elemente auf der Skizze gemessen.

In ähnlicher Weise bestimmte Ambronn die Festigkeits- und Elasticitäts-Verhältnisse des Collenchyms. Um die wirksame Querschnittsfläche möglichst genau berechnen zu können, verfuhr Ambronn folgendermaassen: Er zeichnete mittelst des Zeichenprismas den Querschnitt des betreffenden Collenchymstranges auf gleichmässig starkes Papier, wog das von der Zeichnung bedeckte Papierstück ab und schnitt dann die Zelllumina sorgfältig aus. Nach Wägung des übrig gebliebenen Netzes konnte dann leicht die Querschnittsfläche der Wandungen berechnet werden.

In der nachstehenden Tabelle stelle ich zunächst eine Reihe der von Schwendener, Weinzierl und Firtsch ermittelten Daten zusammen und nehme in dieselbe des Vergleiches halber auch einige auf Metalle bezügliche Angaben auf. Diese letzteren hat theilweise schon Schwendener in seinem »Mechanischen Principe« zum Abdrucke gebracht; sie sind der 5. Auflage von Weisbach's Ingenieur- und Maschinenmechanik entnommen.

Name	Tragmodul* per qmm in kg	Festigkeitsmodul per qmm in kg	Verlängerung bei der Elasticitätsgrenze auf 1000 Längeneinheiten
Dianthus capitatus . .	14,3	—	7,5
Dasylirion longifolium .	17,8	21,6	13,3
Dracaena indivisa . . .	17	21,8	17
Phormium tenax . . .	20	25	13
Hyacinthus orientalis. .	12,3	16,8	50
Allium porrum	14,7	17,6	38
Lilium auratum. . . .	19	—	7,6
Nolina (Pincenectia) recurvata.	25	—	14,5
Papyrus antiquorum . .	20	—	15,2
Molinia coerulea . . .	22	—	11
Secale cereale	15—20	—	4,4
Cibotium Schiedei . . .	18—20	—	10
Polytrichum juniperinum Stämmchen	—	7,5	—
Polytrichum juniperinum Seta	—	11,5	—
Silber	11	29	—
Kupferdraht	12,1	—	1,00
Messingdraht.	13,3	—	1,35
Schmiedeeisen	13,13	40,9	0,67
Deutscher Stahl. . . .	24,6	82	1.20

Aus der Vergleichung dieser Zahlen ergeben sich ebenso interessante als überraschende Ergebnisse. Das Tragvermögen des Bastes (bei der Elasticitäts-

*) Unter dem Tragmodul versteht man bekanntlich jene maximale Belastung, bezogen auf die Flächeneinheit des Querschnittes, bei welcher die Elasticitätsgrenze noch nicht überschritten wird. Das Festigkeitsmodul repräsentirt dann jene Belastung pro Flächeneinheit, bei welcher das Zerreissen erfolgt.



grenze) ist auffallend gross; es variirt pro Quadratmillim. Querschnittsfläche gewöhnlich zwischen 15 und 20 kg und kommt also dem Tragvermögen des Schmiedeeisens gleich; der Bast von Nolina recurvata ist in genannter Hinsicht sogar dem Stahl ebenbürtig. Dabei unterscheidet sich aber der Bast durch zwei wichtige Merkmale von den Metallen: 1. durch eine weitaus grössere Dehnbarkeit, indem seine Verlängerung bei der Elasticitätsgrenze ca. 10—15 Längeneinheiten auf 1000 beträgt, während dieselbe bei den Metallen im Durchschnitt kaum eine Längeneinheit erreicht; 2. durch die geringe Differenz zwischen Tragmodul und Festigkeitsmodul, welche sich darin äussert, dass, wenn jene Zugkräfte, die blos eine Verlängerung bis zur Elasticitätsgrenze bewirken, nur um ein Weniges grösser werden, das sofortige Zerreissen eintritt. Bei den Metallen ist diese Differenz viel grösser; so beträgt z. B. beim Schmiedeeisen in Stäben das Festigkeitsmodul ziemlich genau das Dreifache des Tragmoduls. Schwendener bemerkt hierzu folgendes: »Die Natur hat offenbar ihre ganze Sorgfalt auf das Tragvermögen verwendet. Und mit Recht, denn das Festigkeitsmodul kommt bei Constructionen thatsächlich gar nicht in Betracht, da jede Ueberschreitung der Elasticitätsgrenze durchaus unstatthaft ist.«

Ueber den Einfluss der Verholzung auf die physikalischen Eigenschaften der Bastzellwände hat in neuerer Zeit Sonntag mit verschiedenen Gespinnstfasern Versuche angestellt. Es ergab sich dabei, dass die Festigkeit der untersuchten Fasersorten mit steigender Verholzung abnimmt, die Dehnbarkeit, (Ductilität, Geschmeidigkeit) dagegen erheblich vergrössert wird. Eine Verallgemeinerung lassen übrigens diese Ergebnisse nicht zu. Wenn z. B. die stark verholzten Fasern von Cocos nucifera und Caryota urens eine Verlängerung von 16—27 % vertragen, ohne zu zerreissen, so ist diese ungewöhnliche Ductilität schon deshalb nicht auf die Verholzung zurückzuführen, weil das ebenfalls stark verholzte Libriform mancher Hölzer im Gegentheil relativ spröde und wenig dehnbar ist. Andererseits besitzen die nicht verholzten mechanischen Hyphen des Markstranges von Usnea barbata eine noch grössere Dehnsamkeit. Sie lassen sich um 60—110 % dehnen, bevor sie reissen.

Was nun das Collenchym betrifft, so ergab sich aus den Versuchen Ambronn's, dass seine absolute Festigkeit derjenigen des echten Bastes nur wenig nachsteht; es reisst durchschnittlich erst bei einer Belastung von 10 bis 12 kg pro qmm. Dagegen unterscheidet sich das Collenchym vom Baste in sehr wesentlicher Weise dadurch, dass seine Elasticitätsgrenze weitaus niedriger liegt, indem schon eine Belastung von 1,5—2 kg pro qmm zu einer bleibenden Verlängerung führt. Diese physikalische Eigenthümlichkeit der Collenchymzellwandungen ist für die speciellen Aufgaben dieses Gewebes von grösster Bedeutung. Nur auf diese Weise wird dasselbe in den Stand gesetzt, »beim intercalaren Aufbau als Stütze zu dienen, ohne dabei dem Längenwachsthum hinderlich zu sein.«

Um die vorzügliche Qualität des zum Aufbau des Skeletes verwendeten Materiales richtig beurtheilen zu können, erscheint es nothwendig, die Festigkeitsverhältnisse gewöhnlicher Cellulosewände zum Vergleiche heranzuziehen. Nach Schwendener beläuft sich die Tragkraft der Zellwände von dünnwandig-parenchymatischem Mark- oder Rindengewebe verschiedener junger Dicotylen-

stengel im Durchschnitt auf rund 1 kg pro qmm. Man wird demnach kaum fehlgehen, wenn man annimmt, dass das Festigkeitsmodul von imbibirten Zellwandungen, welche aus relativ reiner Cellulose bestehen und keinen specifisch-mechanischen Zwecken angepasst sind, 1 kg pro qmm nicht überschreitet. Das Festigkeitsmodul der Stereidenwände beträgt das 10—25 fache dieser Grösse.

Die bisher mitgetheilten Angaben beziehen sich durchaus nur auf solche Stereomstränge, welche direct der lebenden Pflanze entnommen waren, also einen bestimmten normalen Wassergehalt besassen. Das Austrocknen des betreffenden Gewebes verändert begreiflicher Weise seine Elasticitäts- und Cohäsionsverhältnisse. Bereits von Schwendener wurde gefunden und von Weinzierl durch ausführliche Untersuchungen bestätigt, dass die absolute Festigkeit des Bastes mit dem abnehmenden Wassergehalte wächst, während die Elasticität immer kleiner wird. Zur Illustrirung dieses Satzes theile ich hier aus einer von Weinzierl zusammengestellten Tabelle die auf die Baststränge des Blattes von Dasylirion longifolium bezüglichen Daten mit:

	Wassergehalt des Blattes	Tragmodul in kg	Festigkeitsmodul in kg	Verlängerung auf 1000 Längeneinheiten
I.	45 %	17,8	21,6	13,3
II.	11 -	23,2	26,7	10,4

Von physiologischem Interesse sind diese Veränderungen blos insofern, als ausgetrocknete Baststränge bisweilen am Aufbau der Borke betheiligt sind.

III. Die mechanischen Bauprincipien.[7])

Wenn der Ingenieur den Plan einer Brücke entwirft oder der Architekt den Plan eines Dachstuhles, dann handelt es sich ihnen jedesmal darum, das zur Verfügung stehende Material möglichst auszunützen, oder deutlicher gesagt, mit möglichst geringem Materialaufwande die grösstmögliche Festigkeit und Solidität der Construction zu erzielen. Zu diesem Behufe müssen die festen Constructionstheile in ganz bestimmter, von der theoretischen Mechanik vorgezeichneter Weise angeordnet sein. Genau derselben Aufgabe sieht sich die Natur bei der Herstellung der Festigkeit der Organismen gegenübergestellt. Auch hier soll mit möglichst geringem Materialaufwande die erforderliche Festigkeit hergestellt werden, und dieselben Bauprincipien, nach welchen der Techniker arbeitet, sind deshalb auch für die organbildende Thätigkeit der Naturkräfte massgebend. Dieselben Constructionsprincipien, welche in einer den Strom überspannenden, elegant und kühn gebauten Eisenbahnbrücke verkörpert sind, kamen in vielleicht noch vollendeterer Weise bereits vor Hunderttausenden von Jahren in der Pflanzenwelt vergangener geologischer Perioden zum Ausdruck.

Wir wollen nun im Nachstehenden die wichtigsten mechanischen Bauprincipien, welche hier in Betracht kommen, näher kennen lernen.

A. Die Biegungsfestigkeit.

Wenn wir einen geraden Tragbalken, der an den Enden frei aufliegt, in der Mitte belasten, so wird er sich nach Massgabe seiner Belastung mehr oder weniger stark krümmen; er muss sich dabei auf seiner nach oben gekehrten Seite etwas verkürzen, auf der unteren entsprechend verlängern. Der Verkürzung entspricht eine Druckspannung, der Verlängerung eine Zugspannung und begreiflicher Weise werden diese Spannungen an der oberen und unteren Grenzfläche ihr Maximum erreichen. Gegen die Mitte des Querschnittes zu nehmen die einander entgegengesetzten Spannungen ab und gehen hier durch Null in einander über. Diese der Spannung Null entsprechende Faserschicht heisst neutrale Faser. Um also einen Balken möglichst biegungsfest zu construiren, wird man das zur Verfügung stehende Material dorthin verlegen, wo die Spannungen am grössten sind, d. i. an die obere und untere Grenzfläche. So erhalten wir einen oberen und einen unteren Constructionstheil des Balkens, die beiden sogenannten Gurtungen, welche selbstverständlich mit einander fest verbunden sein müssen. Den diese Verbindung herstellenden Constructionstheil nennt man die Füllung und der ganze derartig construirte Balken wird als Träger bezeichnet. Seine Querschnittsform wird im Allgemeinen ein I oder ein doppeltes T (**I**) darstellen, wobei die horizontalen Striche den Gurtungen entsprechen und der verticale Strich der Füllung (Fig. 51 *A*).

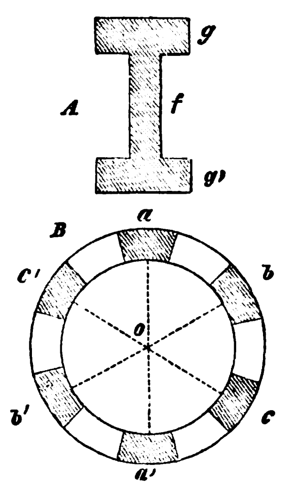


Fig. 51. *A* ein I-förmiger Träger, *g* obere, *g*' untere Gurtung, *f* Füllung des Trägers *B* zusammengesetzter Träger, aus drei I-förmigen combinirt; *aa*', *bb*', *cc*', die drei Gurtungspaare; durch *o* geht die gemeinschaftliche neutrale Achse.

Das Tragvermögen des balkenförmigen Trägers wächst natürlich mit der Stärke der Gurtungen. Es nimmt aber auch mit dem gegenseitigen Abstand derselben zu, weil die aus der Belastung des Balkens resultirenden Zug- und Druckkräfte dem Abstand der Gurtungen umgekehrt proportional sind. Eine bedeutend leichtere Construction als die Gurtungen lassen die Verbindungsglieder zwischen denselben, die Theile der Füllung zu, weil sie begreiflicherweise geringeren Spannungen ausgesetzt sind. Bei Brückenträgern wird als Füllung gewöhnlich ein Gitterwerk oder Fachwerk angewendet, und wenn der Träger aus zweierlei Material besteht, so wird natürlich das minderwerthige Material zur Herstellung der Füllung verwerthet. Aus diesem letzteren Grunde bestehen in der Pflanze die Gurtungen stets aus mechanischen Zellen, die Füllungen dagegen aus Leitbündeln oder aus Parenchym.

Der I-förmige Träger ist blos in einer Ebene biegungsfest. Wollen wir nun eine Construction herstellen, die in verschiedenen Ebenen, d. h. nach verschiedenen Richtungen senkrecht zur Achse biegungsfest ist, so müssen wir mehrere I-förmige Träger derart combiniren, dass sie die neutrale Achse miteinander gemein haben. In der vorstehenden Figur 51 *B* sind drei I-förmige

Träger combinirt; *aa'*, *bb'* und *cc'* sind die paarweise zusammenhängenden Gurtungen; die gestrichelten Linien würden den radialen Füllungen entsprechen, welche aber bei einer derartigen Combination von Trägern überflüssig werden, sobald die einzelnen Gurtungen unter sich durch tangentiale Verbände fest vereinigt sind. Denn nunmehr sind ja auch die zusammengehörigen Gurtungen wechselseitig so gut wie fest verbunden. Derartige Combinationen kommen im Pflanzenreiche überaus häufig vor. — Denken wir uns ferner die einzelnen Gurtungen so dicht nebeneinander im Kreise stehend, dass sie miteinander seitlich verschmelzen, so haben wir jetzt die cylindrische Röhre vor uns, welche im Pflanzenreiche gleichfalls eine sehr häufige Verwendung findet.

Von den combinirten Gurtungen eines allseits biegungsfesten Trägers kann jede einzelne Gurtung abwechselnd auf Zug und Druck beansprucht werden. Damit nun bei eintretender Druckspannung die einzelnen Gurtungen nicht etwa seitlich ausbiegen oder einknicken, bevor die Elasticitätsgrenze erreicht wird, werden dieselben gleichfalls biegungsfest gebaut und erhalten eine ähnliche Querschnittsform wie der ganze Träger, so z. B. die Form eines liegenden Doppel-T (H), eines Kreuzes, eines Ringes etc. Auch diese rationelle Umgestaltung der einzelnen Gurtungen des Hauptträgers zu Trägern zweiter Ordnung sehen wir im Pflanzenreiche häufig durchgeführt.

Bei solchen Trägern darf die Wanddicke nicht zu gering sein, weil sonst die Querspannungen, welche bei der Belastung des Trägers auftreten, zu leicht ein Einknicken der dünnen Wandungen bewirken; diesem Einknicken geht stets eine Veränderung der Querschnittsform des Trägers voraus und schon dies soll aus naheliegenden Gründen möglichst vermieden werden. Die Wanddicke muss also annähernd im richtigen Verhältnisse zum Durchmesser stehen. Schwendener veranschlagt das Minimum der zulässigen Wanddicke auf ungefähr $\frac{1}{7}$—$\frac{1}{8}$ des Durchmessers. Sind die Wände noch dünner, dann müssen besondere Aussteifungsvorrichtungen vorhanden sein, welche die Querschnittsform des Trägers sichern. Solche Aussteifungen werden wir in späteren Capiteln näher kennen lernen.

B. Die Zugfestigkeit.

Da die Zugfestigkeit blos von der Querschnittsgrösse der widerstandsfähigen Bestandtheile der Construction abhängt, so ist die Anordnung der letzteren theoretisch genommen gleichgiltig. Dabei werden aber ganz gleichmässig wirkende Zugkräfte vorausgesetzt und diese Voraussetzung wird um so schwerer zu erfüllen sein, je grösser die Querschnittsfläche ist, auf der sich die widerstandsfähigen Elemente zerstreuen. Es ist unschwer einzusehen, dass bei einer solchen Anordnung sehr leicht ungleichmässige Spannungen eintreten können, die unter Umständen zu einem Zerreissen einzelner Stränge führen, wodurch dann die Widerstandsfähigkeit der ganzen Construction Schaden leidet. Je dichter aber die isolirten zugfesten Elemente beisammen stehen, desto gleichmässiger wird ihre Inanspruchnahme sein, und die Vereinigung derselben zu einer einzigen compacten, soliden Masse repräsentirt demnach die vortheilhafteste Anordnung der widerstandsfähigen Elemente in zugfesten Constructionen.



C. Die Druckfestigkeit.

1. Festigkeit gegen longitudinalen Druck (Säulenfestigkeit). Wenn ein prismatischer oder cylindrischer Körper, dessen Längsachse bedeutend grösser ist als sein Querdurchmesser, an einem Ende befestigt und am anderen Ende derart belastet wird, dass die Belastung in der Richtung der Längsachse wirksam ist, dann wird dieser Körper auf rückwirkende oder Säulenfestigkeit in Anspruch genommen. Die Mittellinie des Körpers kann aber nur dann ihre gerade Richtung behaupten, wenn die Belastung genau in der Richtung der Achse wirkt. Dieselbe wird unter dieser Voraussetzung in den einzelnen Punkten des Körpers gleiche Zusammendrückungen hervorrufen, die sich für jeden Querschnitt zu einer Gesammtpressung zusammensetzen. Die vorhin erwähnte Voraussetzung ist nun in der Natur kaum jemals realisirt. Durch irgend einen Umstand, sei es ein seitlicher Druck oder eine ungleiche Beschaffenheit des Körpers etc., findet leicht eine Biegung der Körpermasse statt, welche durch die Last sofort vergrössert wird. Eine Säule muss also biegungsfest gebaut sein und es gelten somit für die Anordnung ihrer Constructionstheile dieselben mechanischen Bauprincipien, welche bereits oben besprochen wurden, als von der Herstellung der Biegungsfestigkeit die Rede war.

2. Festigkeit gegen radialen Druck. Wenn ein cylindrischer Körper einem radialen Drucke ausgesetzt ist, welchem er widerstehen soll, dann müssen offenbar seine widerstandsfähigen Elemente einen festen, peripherischen Mantel bilden, um den Körper vor dem Zerdrücktwerden zu schützen. Wie wir später sehen werden, bedürfen unterirdische oder im Wasser lebende Pflanzentheile eines solchen Schutzes gegen den radial wirkenden Erd- oder Wasserdruck. Der gegen radialen Druck construirte Hohlcylinder darf übrigens mit dem Hohlcylinder der biegungsfesten Construction nicht verwechselt werden. Diesen letzteren kann man sich (vom rein mechanischen Standpunkte aus) durch seitliche Verschmelzung ursprünglich isolirter Gurtungen entstanden denken; nicht so aber den gegen radialen Druck construirten Hohlcylinder, welcher durch einen Kreis isolirter Gurtungen selbstverständlich nicht ersetzt werden kann.

IV. Die Anordnung der mechanischen Gewebe.

Die specielle Betrachtung des mechanischen Systems in den verschiedenen Pflanzenorganen, vor Allem den Stammtheilen, den Blättern und Wurzeln, wird uns nunmehr in deutlichster Weise zeigen, dass die Anordnung der mechanischen Gewebe genau jenen Bauprincipien entspricht, von welchen im vorigen Capitel die Rede war. Diese Uebereinstimmung ist in der That eine überraschende; wir begegnen hier den auffallendsten, in ihrer Zweckmässigkeit einleuchtendsten Anpassungen, weil auf keinem Gebiete der physiologischen Function die physikalischen Grundlagen, worauf hin die Anpassung erfolgt ist, in gleicher Weise sichergestellt und über jeden Zweifel erhaben sind.

Bevor wir nun zur Detailbetrachtung des mechanischen Systems übergehen, mögen hier vorerst einige allgemein-anatomische Bemerkungen über Bau und Anordnung der mechanischen Gewebe Platz finden.

Die specifisch-mechanischen Elemente, Bast- und Collenchymzellen, vereinigen sich fast immer zu Gewebemassen, welche ebenso wie das einzelne Element nach einer Richtung hin von besonderer Ausdehnung sind und demnach die Form von Strängen oder Bündeln annehmen. Dieselben durchziehen die zu festigenden Organe ganz unabhängig von rein morphologischen Gesetzen in solcher Anordnung, dass die ausschliessliche Herrschaft des mechanischen Princips fast niemals zu verkennen ist. Natürlich stellen sich dabei gewisse Beziehungen der mechanischen Stränge zu den übrigen anatomisch-physiologischen Gewebesystemen heraus, welche nicht ausser Acht zu lassen sind, wenn man Bau und Anordnung des mechanischen Systems vollkommen bis ins Detail verstehen will. Wir werden auf diese Beziehungen später nochmals zurückkommen. Doch muss schon an dieser Stelle auf die so häufige Vereintläufigkeit der Baststränge und Leitbündel hingewiesen werden, welche durch lange Zeit die Entdeckung des wahren Sachverhaltes verhindert hat. Indem sich das Bastbündel dem stoffleitenden Gewebestrange oft dicht anlegt, bildet es mit demselben gewissermassen eine morphologische Einheit, die man auch heute noch als Fibrovasalstrang zu bezeichnen pflegt. Auf dem Querschnitte desselben erscheint der Bast als halbmond- oder sichelförmiger Beleg des Leitbündels, welcher einfach oder doppelt sein kann, oder er umschliesst dasselbe ringsum in Form einer festen Scheide. Erst Schwendener hat den Nachweis geliefert, dass in einem solchen Fibrovasalstrange der Bast nicht etwa einem morphologischen Gesetze zu Folge, sondern blos aus physiologischen Opportunitätsgründen der Begleiter des Leitbündels ist. Dieses letztere besteht z. Th. aus sehr zartem Gewebe, es bedarf des Schutzes von Seiten eines festen, derben Gewebes und lehnt sich deshalb mit Vorliebe an die mechanischen Baststränge an. Ein im Querschnitte sichelförmiger Bastbeleg wirkt wie eine feste Schiene, in welcher das zarte Gewebe des Leitbündels wohl geborgen ist. Andererseits erweisen sich die Leitbündel, ihrer Strangnatur zu Folge, als dasjenige Gewebe, welches in vielen Fällen, namentlich bei kleineren Trägern, als die zweckentsprechendste Füllungsmasse zwischen den aus Bast bestehenden Gurtungen fungirt, und so ergiebt sich daraus ein weiterer Grund, welcher die Vereintläufigkeit von Bast- und Leitbündelgewebe als vortheilhaft erscheinen lässt. »Mit Rücksicht auf diese so häufige Lagerung der Leitbündel zwischen den Gurtungen der Träger oder im Innern eines continuirlichen Bastringes oder endlich im Libriformring der Dicotylen, wo dieselben gleichsam die Lücken und Spalten im mechanischen Gerüste ausfüllen«, — hat Schwendener die Leit- oder Gefässbündel (oder bastlosen Fibrovasalstränge) als Mestom (d. i. Füllgewebe) bezeichnet und wir wollen im Nachstehenden von dieser Bezeichnung überall dort Gebrauch machen, wo wir die Leitbündel in ihren Beziehungen zum mechanischen System zu schildern haben.

A. Herstellung der Biegungsfestigkeit.

Die Mehrzahl der oberirdischen Organe der Pflanzen wird auf Biegungsfestigkeit beansprucht. In cylindrischen Organen, wie Grashalmen, Blütenschäften etc. kann die biegende Kraft in allen zur Längsachse rechtwinkeligen



Richtungen wirksam sein; zur Herstellung der erforderlichen Biegungsfestigkeit sind hier demnach jene combinirten Trägerformen nothwendig, von welchen im vorigen Capitel die Rede war. Dem zu Folge wird die Anordnung der Bast- und Collenchymstränge auf dem Querschnitte des Organs im Allgemeinen eine peripherisch-kreisförmige sein. Die Tendenz nach peripherischer Lagerung des mechanischen Systems wird um so deutlicher zum Ausdruck gelangen, je weniger die Herrschaft des mechanischen Princips durch andere physiologische Functionen beeinträchtigt wird.

Flächenförmig ausgebreitete Organe, wie die Laubblätter, werden vorzugsweise in der Richtung senkrecht zur Flächenausdehnung gebogen und in dieser Richtung muss also die Festigkeit gesteigert werden. Es geschieht dies durch reihenförmige Nebeneinanderlagerung der einzelnen Träger.

Bezüglich der Detailausführung dieser mechanischen Constructionen herrscht nun, wie Schwendener gezeigt hat, eine überaus grosse Mannigfaltigkeit, namentlich bei den Monocotylen. Um eine Uebersicht über diese Mannigfaltigkeit zu gewinnen, hat Schwendener die verschiedenen Constructionstypen systematisch geordnet, und dieselben höheren Einheiten, die er als Systeme bezeichnet, untergeordnet. Es kann nicht Aufgabe dieser Darstellung sein, sämmtliche 28 Typen der biegungsfesten Organe bei den Monocotylen, welche Schwendener aufgestellt und durch zahlreiche Beispiele in lehrreicher Weise erläutert hat, dem Leser vorzuführen. Wir wollen uns vielmehr blos durch genaue Betrachtung einiger ausgewählter und charakteristischer Objecte von der Richtigkeit der Anschauungen Schwendener's überzeugen. Aus Zweckmässigkeitsgründen machen wir hier in der Auswahl der Beispiele zwischen Monocotylen und Dicotylen keinen Unterschied. Ebenso ist es für uns jetzt gleichgiltig, ob das mechanische Gewebe, dessen Anordnung wir studiren, aus Bast-, Libriform- oder Collenchymzellen besteht.

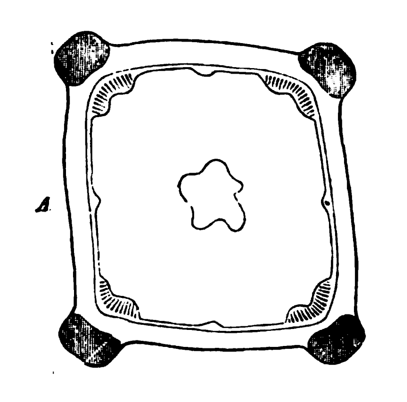
1. Cylindrische Organe.

Unter cylindrischen Organen verstehen wir hier mit Schwendener ganz allgemein solche, welche nach allen Richtungen rechtwinkelig zur Längenausdehnung in Anspruch genommen werden. Es ist dabei gleichgiltig, ob sie auch im geometrischen Sinne cylindrisch oder ob sie kantig sind.

a) System der subepidermalen Rippen.

Die beiden Typen dieses Systems sind bezüglich des Bastes in den Blüthenschäften und Blattstielen verschiedener Aroideengenera, bezüglich des Collenchyms in den Blattsielen verschiedener Umbelliferen und in den Stengeln der Labiaten ausgebildet. Die mechanischen Stränge treten entweder in einfacher, zickzackförmiger oder in doppelter Ringlage auf. Die umstehende Fig. 52 *B* zeigt die Anordnung der verschieden starken, mit Mestomsträngen combinirten Bastbündel im Blattstiele von Colocasia antiquorum. Bei den Labiaten (Fig. 52 *A*) besitzt der 4kantige Stengel zwei kreuzweise combinirte Collenchymträger und repräsentirt so die einfachste Constructionsform des mechanischen Systems in einem cylindrisch-biegungsfesten Organe.

Im Anschlusse hieran sind auch die in einer Ringlage auftretenden Bastbündel in den einjährigen Zweigen verschiedener dicotyler Holzgewächse (Acer campestre, Fagus, Betula, Paulownia, Cornus sanguinea, Nerium Oleander etc.) zu erwähnen, welche das primäre mechanische System der Zweige bilden und später nach Beginn der Holzbildung und genügender Erstarkung durch Korkbildung abgeworfen werden.



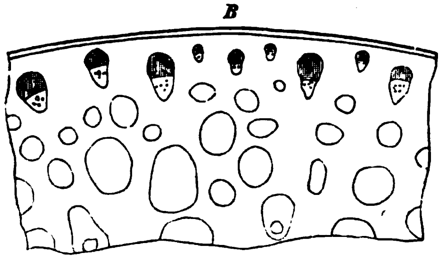


Fig. 52. *A* Schematischer Querschnitt durch ein Stengel-Internodium von Lamium album; in den 4 Kanten verlaufen Collenchymgurtungen, welche zwei kreuzweise combinirte Träger bilden. V. 12. *B* Theil des Querschnittes aus einem Blattstiel von Colocasia antiquorum (nach Schwendener); die Bastbündel werden von Mestombündeln begleitet. V. 30. (In dieser wie in den nachfolgenden schematischen Figuren, das mechanische System betreffend, erscheinen die Querschnitte der Bast- und Collenchymstränge schraffirt dargestellt.)

b) System der zusammengesetzten peripherischen Träger.

Dieses System ist vorzugsweise bei verschiedenen Cyperaceen und Juncagineen ausgebildet. Seine 6 Typen repräsentiren eine grosse Mannigfaltigkeit von Constructionsformen, von welchen hier blos drei beschrieben werden sollen.

Im hohlen Schafte von Scirpus caespitosus treten 5, 6 oder auch mehr I-förmige Träger in regelmässigen Abständen von einander auf und bilden eine subepidermale Ringlage. Die äusseren Gurtungen lehnen sich an die Epidermis an, die inneren umschliessen halbkreisförmig das die Füllung bildende Mestombündel (Fig. 53 *A*). Zwischen diesen grossen Hauptträgern befindet sich je ein kleinerer Träger, welcher aber mehr nach innen gelegen ist. — Bei Cyperus vegetus begegnen wir einer ähnlichen Anordnung des mechanischen Systems. Auch hier treten im Schafte subepidermale I-förmige Träger auf, welche eine ziemlich regelmässige Ringlage bilden; allein die beiden Gurtungen eines Trägers sind so weit von einander entfernt, dass das Mestombündel als Füllung nicht mehr ausreichend ist; es müssen deshalb zwischen die äussere Gurtung und das an die innere Gurtung sich anlegende Mestombündel noch Parenchymzellen eingeschaltet werden, welche die Füllung zu vervollständigen haben. Hierzu werden chlorophyllführende Parenchymzellen in jener Ausbildung verwendet, welche für die specifischen Assimilationszellen charakteristisch ist, nämlich Palissadenzellen. Der ganze Träger hat also den in Fig. 54 dargestellten Bau.

Ein viel complicirterer, eleganter Typus tritt uns in den Halmen von Juncus glaucus entgegen. Auch hier haben wir eine Ringlage von regelmässig angeordneten Hauptträgern vor uns, deren äussere Gurtungen (Fig. 55 *A b*) aus starken Bastrippen bestehen, während die inneren Gurtungen von den sichel-

förmigen Bastbelegen gebildet werden, welche die im gleichen Radius liegenden grossen Mestombündel begleiten (Fig. 55 *Af*). Zwischen diesen beiden Gur-

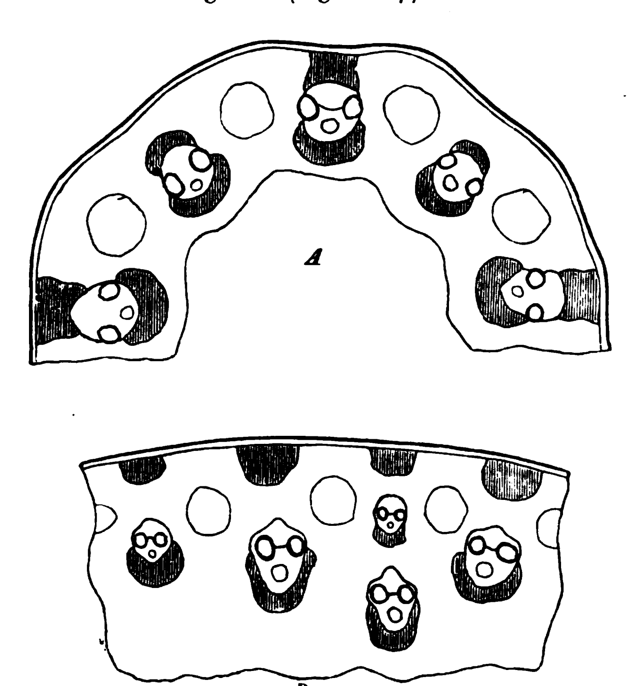


Fig. 53. Subepidermale Träger. *A* Hälfte des Querschnittes durch den Halm von Scirpus caespitosus; die Füllungen zwischen den (schraffirten) Bastgurtungen bestehen blos aus Mestombündeln. V.100. *B* Theil des Querschnittes durch den Halm von Cyperus vegetus. Die Füllungen der Träger bestehen aus Mestombündeln, an welche sich die inneren Bastgurtungen sichelförmig anlegen, und aus Parenchym (zwischen den Mestombündeln und den subepidermalen Gurtungen). V. 66.

tungen liegt von innen nach aussen zunächst das grosse Mestombündel, dann folgt ein kleiner äusserer Bastbeleg, dann dünnwandiges Parenchym, ein grosser Luftcanal und schliesslich wieder Parenchymgewebe. An dieser »Füllung« befremdet uns zweierlei: vor Allem der Luftgang, welcher trotz des lockeren Filzgewebes, das ihn ausfüllt, die radiale Verbindung der beiden Gurtungen aufhebt. Schon im vorigen Capitel haben wir aber gehört, dass, wenn ein hinreichend starker tangentialer Verband zwischen den Gurtungen der einzelnen Träger und Trägergruppen hergestellt wird, auf die radiale Füllung verzichtet werden kann. Man muss daher zugeben, dass die

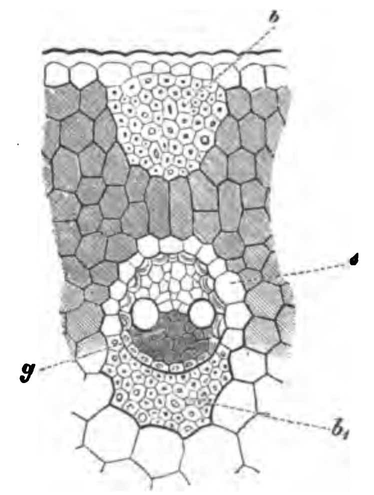


Fig. 54. Subepidermaler Träger im Schaft von Cyperus vegetus; *b* äussere, *b*[1] innere Bastgurtung, *g* Mestombündel, *s* Parenchymscheide.

Lagerung der grossen Luftcanäle nicht blos nicht irrationell ist, sondern dass dieselben im Gegentheile einen solchen Platz einnehmen, auf welchem sie, wie wir gleich sehen werden, das Gefüge des mechanischen Systems am wenigsten stören. — Noch eine zweite Eigenthümlichkeit erscheint uns auffällig: die kleine Bastsichel auf der Aussenseite des Mestombündels. Warum werden die zur Herstellung dieser Bastsichel erforderlichen Baustoffe nicht zweckentsprechender zur Unterstützung der inneren Gurtung verwendet? So wäre man geneigt zu

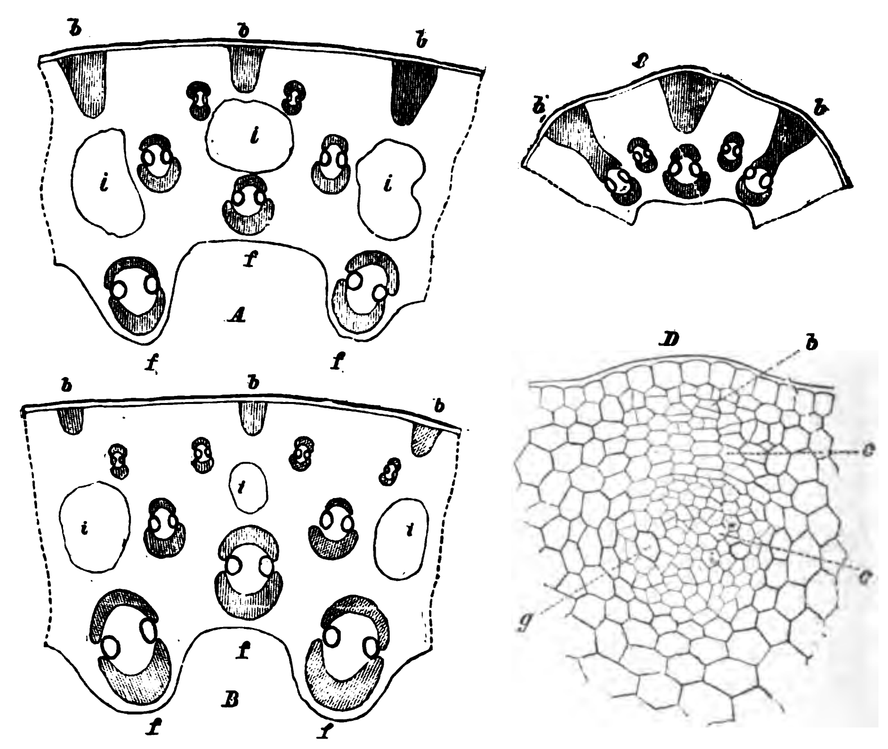


Fig. 55. Mechanisches System des Halms von Juncus glaucus. *A* Theil eines Querschnittes durch den oberirdischen, *B* desgleichen durch den unterirdischen Theil des Halms; *b* die subepidermalen Bastrippen, welche sich mit den Bastbelegen der opponirten Gefässbündel bei *f* zu Trägern combiniren; *i* Luftcanäle. *C* Theil eines Querschnittes durch den Halm 1,5 cm unter seiner Spitze. Bei *b* sind die Bastrippen mit den äusseren Bastbelegen der opponirten Gefässbündel verschmolzen. Vergr. für *A*, *B* und *C* 45. *D* Entstehung eines I förmigen Trägers aus einem gemeinschaftlich angelegten Procambiumbündel; *b* Bastcambium, *c* Mestomcambium, *g* primordiales Gefäss, *e* der zu Parenchym werdende Theil des Procambiumbündels. Vergr. 350.

fragen, wenn man nicht an die local-mechanische Bedeutung gewisser Bastströnge denken müsste, welche diesmal in dem Schutze des zarten, eiweissleitenden Bestandtheiles des Mestombündels besteht.

Zwischen den einzelnen Hauptträgern, welche einander in relativ grossen Abständen folgen, befinden sich in symmetrischer Anordnung kleinere Träger, deren Füllungen blos von Mestombündeln gebildet werden. Sie gruppiren sich »in eine förmliche Phalanx von 4—6 Gliedern« und haben die Festigkeit der zwischen den Hauptträgern befindlichen, verhältnissmässig breiten Wandstücke herzustellen.

c) System der subcorticalen Fibrovasalstränge.

In diesem System werden die Bastbündel von der Epidermis durch parenchymatisches Gewebe abgedrängt und mehr nach innen geschoben. Nichtsdestoweniger ist die Anordnung der mechanischen Gewebestränge eine ausgeprägt peripherische. Gegenüber den übersichtlichen, mehr durch rationelle Construction als durch massige Entwickelung des Bastes ausgezeichneten Typen des vorigen Systems fällt das gegenwärtig zu besprechende durch die mächtige Ausbildung der Bastmassen auf, welche schon einfach durch peripherische Lagerung eine vollkommen genügende Biegungsfestigkeit des Organs erzielen. Hierher gehören die Halme der Bambusen und die Stämme und Inflorescenzachsen der Palmen. Die Bastbelege der Mestombündel, welche bei den Palmen sehr häufig zu unregelmässigen Bändern verschmelzen (Fig. 56), bilden in ihrer Gesammtheit einen Hohlcylinder, dessen Wanddicke nur einen verhältnissmässig kleinen Bruchtheil des ganzen Durchmessers darstellt. Die tiefer im Stamme liegenden Mestombündel sind mit viel schwächeren Bastsicheln versehen, welche für die Biegungsfestigkeit des ganzen Stammes bedeutungslos sind und ausschliesslich local-mechanischen Zwecken dienen. Dagegen dürften die ausserhalb der Hauptmasse des Stereoms in der Rinde verlaufenden Bastbündel das Zerreissen und Abschieben der Rinde beim Biegen des Stammes zu verhüten haben.

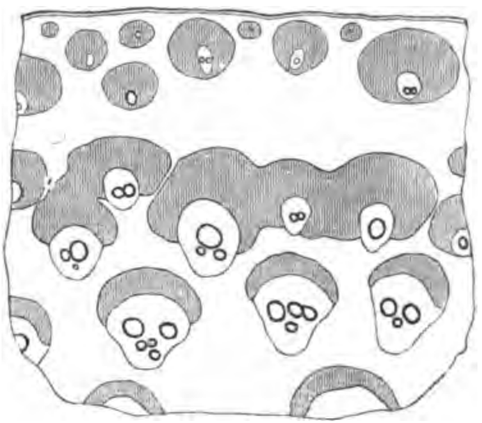


Fig. 56. Peripherischer Theil des Querschnittes durch einen Zweig des Fruchtstandes von Phoenix dactylifera. Den kleinern peripherischen Bastbündeln sind in excentrischer Lage Mestombündel eingebettet Die subcorticalen Mestombündel besitzen auf ihrer Aussenseite starke Bastbekleidungen. welche stellenweise tangential verschmelzen; je centraler die Mestombündel gelagert sind, desto schwächer werden die Bastbelege.

Als ein eigenartiger Typus dieses Systems sind die von Potonié[5] beschriebenen »Wellenblechconstructionen« in den Stämmen tropischer Baumfarne aus der Familie der Cyatheaceen (Cyathea, Alsophila) hervorzuheben. Die von starken Stereomscheiden umhüllten Mestombündel sind von bandartiger Gestalt. Die Bänder sind auf dem Querschnitt wellig verbogen, und zwar gewöhnlich in der Weise, dass jeder Bandquerschnitt die Gestalt eines V besitzt, dessen Schenkel der Peripherie des Stammes zugekehrt sind. Da der Widerstand, welchen eine wellenförmig gebogene Fläche von einer gewissen Wanddicke einer biegenden Kraft entgegensetzt, bedeutend grösser ist, als der Widerstand eines plattenförmigen Körpers von gleicher Querschnittsgrösse, so leuchtet die Zweckmässigkeit dieser Construction, die auch in der Technik häufig verwendet wird, ohne Weiteres ein.

d) System des einfachen Hohlcylinders mit eingebetteten oder angelehnten Mestomsträngen.

Dieses System darf seiner grossen Verbreitung halber als das bei den Monocotylen herrschende bezeichnet werden. Es ist namentlich in den Familien der Liliaceen, Irideen, Orchideen, Dioscoreen u. A. vertreten; auch viele Dicotylen-Genera sind hierher gehörig und vermitteln so hinsichtlich des Skeletbaues den Anschluss an die Monocotylen. Ich nenne hier nur beispielsweise die Gattungen Saxifraga, Aristolochia, Phytolacca, Plantago, Armeria, Lonicera, Geum, Papaver und die Familien der Caryophylleen, Primulaceen, Geraniaceen, Cucurbitaceen und Chenopodiaceen.

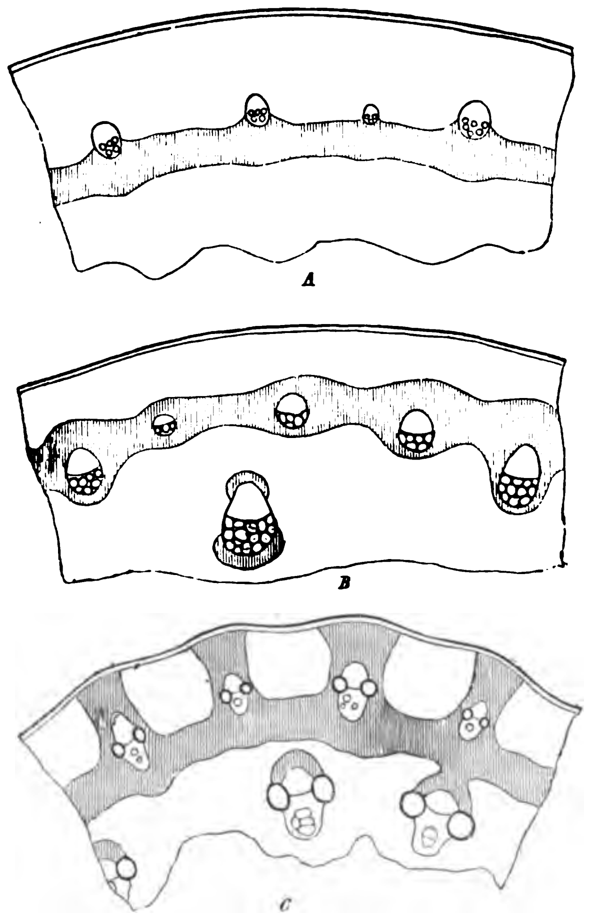


Fig. 57. Bastringe von Monocotylen. *A* Subcorticaler Bastring von Allium odorum mit aussen angelehnten Gefässbündeln. *B* Subcorticaler Bastring von Convallaria verticillata mit eingebetteten Gefässbündeln. *C* Subcorticaler Bastring des Halmes von Molinia coerulea, verstärkt durch subepidermale Bastrippen.

Dem Bastringe der Monocotylen sind die Mestombündel entweder innen oder aussen angelehnt, oder auch vollständig eingebettet. Bei den Dicotylen giebt es mancherlei Uebergänge zwischen dem ausserhalb und dem innerhalb des Cambiumringes gelegenen mechanischen Hohlcylinder. Der erstere wird als Bastring, der letztere dagegen als Libriformring bezeichnet, eine Unterscheidung, die, wie schon früher (p. 138) erwähnt wurde, blos auf topographischer Grundlage beruht. Eine interessante Uebergangsbildung dieser Art ist der Stereomring im Stengel von Astrantia major, dem die Leptomtheile der im Kreise angeordneten Gefässbündel eingebettet, die Hadromtheile dagegen innenseitig angelehnt sind. Leptom und Hadrom sind so durch Streifen aus mechanischem Gewebe von einander getrennt (Fig. 58). Als Beispiele eines typischen intra-

cambialen Libriformringes können die Stengel von Tropaeolum majus, Impatiens nolitangere, Centranthus ruber, Sedum reflexum u. A. dienen.

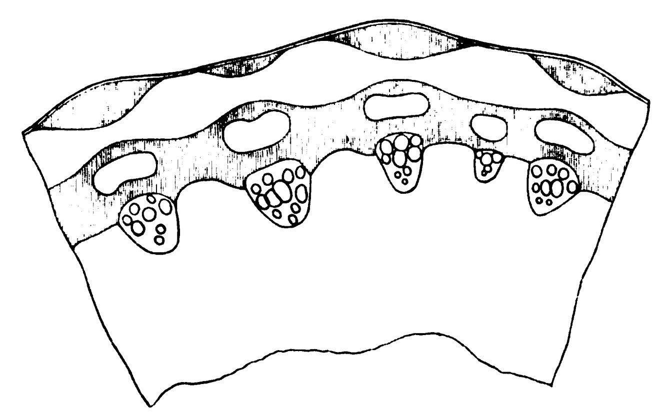


Fig. 58. Mechanischer Ring des Stengels von Astrantia major mit eingelagerten Leptom- und angelagerten Hadromsträngen. Unter der Epidermis Collenchymstränge.

Wenn man sich auch vom mechanischen Standpunkte aus den Bastring (resp. Libriformring) aus der seitlichen Verschmelzung zahlreicher, im Kreis gestellter Bastgurtungen hervorgegangen denken kann, so würde man doch entschieden fehlgehen, wenn man den Bastring auch vom anatomisch-entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte aus als das Product einer solchen Verschmelzung ansehen wollte. Weder in der Entwickelungsgeschichte des einzelnen Individuums, noch im Laufe der phylogenetischen Entwickelung der betreffenden Pflanzenform ist der Bastring auf solche Weise entstanden. Er ist, wie Schwendener sagt, »ein Gebilde für sich, in Form und Lage nur wenig beeinflusst von anderen Geweben; der unzweideutige Vertreter des mechanischen Princips. Die peripherischen Gefässbündel richten sich nach ihm, nicht umgekehrt; sie finden an ihm einen festen Halt oder eine schützende Hülle, indem sie sich bald von aussen und bald von innen an denselben anlehnen oder im Innern des Ringes einbetten« (Fig. 54 *A* und *B*).

Von der Oberfläche des Organs entfernt sich der Bastring gewöhnlich nur um $\frac{1}{20}$—$\frac{1}{50}$ des Durchmessers. Gegen die Rinde zu ist er fast immer scharf differenzirt und zeigt stark verdickte Zellwandungen. Auf der Innenseite geht er dagegen häufig allmählich in das Markgewebe über; die Zellen werden im Querschnitt grösser, dünnwandiger, auf Längsschnitten kürzer, mit immer typischen ausgeprägten Querwänden.

Die hohlcylindrische Anordnung der mechanisch wirksamen Elemente stellt die einfachste und deshalb auch primärste Anordnung des Skeletsystems in biegungsfesten Organen vor. Man sieht dies sehr deutlich bei Betrachtung der Festigkeitseinrichtungen niederer Pflanzenformen, der Moose und der (später zu besprechenden) Thallophyten. In den aufrechten Stämmchen und Fruchtstielen der Laubmoose bilden die mechanischen Zellen einen ausgesprochenen subepidermalen Hohlcylinder, welcher nach innen zu meist allmählich in das Leitparenchym übergeht, zuweilen aber (Stämmchen von Meesia longiseta) sehr scharf gegen dasselbe abgegrenzt ist.

e) System des peripherischen Hohlcylinders mit Anschluss der Rippen an die Epidermis.

Bei den Gräsern, deren Halme gleichfalls Bastringe besitzen, sind die letzteren durch subepidermale Bastrippen verstärkt, welche sich in mehr oder weniger regelmässigen Abständen an die Aussenseite des Ringes anlegen. Es ist einleuchtend, dass eine solche Construction von besonderer Widerstandsfähigkeit ist, weshalb sie auch in der Architektur und im Maschinenbau eine sehr häufige Anwendung findet. Die Mestombündel lehnen sich hauptsächlich an die Innenseite des Bastringes an, treten aber auch häufig im »Markgewebe« isolirt auf. An der Grenze zwischen Ring und Rippe ist dem Bastgewebe gewöhnlich eines von den kleineren peripherischen Mestombündeln eingelagert. Fig. 57 *C* stellt einen solchen typischen Gramineenbastring mit starken Rippen dar.

2. Bilaterale Organe.

Vor allem sind hier die Laubblätter zu nennen; entsprechend der Art der Inanspruchnahme dieser Organe auf Biegungsfestigkeit sind ihre Träger sämmtlich von gleicher Orientirung: die Trägerebene steht senkrecht zur Oberfläche des Blattes. Nach ihrem Verhältnisse zur Epidermis unterscheidet Schwendener subepidermale, innere und gemischte Träger, welche zugleich die drei Systeme des mechanischen Systems in bilateralen Organen charakterisiren.

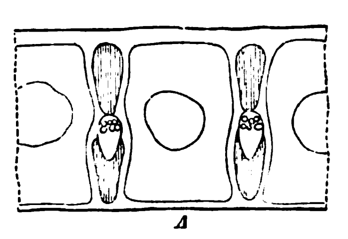
Im einfachsten Falle treten subepidermale I-förmige Träger auf, welche die obere und untere Blattseite mit einander verbinden. Hierher gehören die Blätter vieler Gramineen und Cyperaceen, von Typha, Cordyline, Phormium (Fig. 59 *A*), Pandanus, Musa etc. Die Gurtungen sind beiderseits annähernd gleich stark und auch von ähnlichen Querschnittsformen. Als Füllungen fungiren entweder blos Mestombündel oder dieselben combiniren sich mit Parenchymzellen.

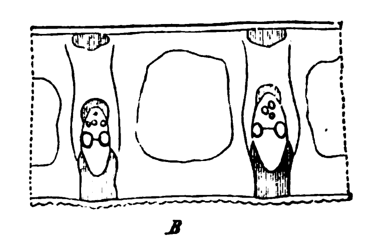
Eine höhere Stufe der Anpassung repräsentiren jene Blätter und Blattmittelrippen, welche eine auf Ober- oder Unterseite ungleiche Ausbildung des mechanischen Systems zeigen, die der Ausdruck einer verschiedenartigen Inanspruchnahme der Festigkeit ist. Bei allen bandartigen, überhängenden Blättern werden die Oberseiten hauptsächlich auf Zug, die Unterseiten auf Druck in Anspruch genommen. Auf der Zugseite sind demnach zur Herstellung gleichmässiger Spannungen breite subepidermale Bastbänder am Platze, auf der Druckseite dagegen gewöhnliche Träger. Diese Ausbildung des mechanischen Systems in bilateralen Organen zeigen z. B. die Blattmittelrippen von Erianthus, Saccharum, Zea (Fig. 59 *C*), Gynerium etc. Hierher gehören auch die Blätter verschiedener Carex-Arten, welche rinnig gefaltet sind, so dass längs der beiden Ränder die Inanspruchnahme des Blattes auf Zugfestigkeit am grössten ist. Dieselben sind denn auch mit je einem Bastbande versehen.

Das System der »inneren Träger«, wobei die beiderseitigen Bastbelege der Gefässbündel durch Assimilationsgewebe von der Epidermis getrennt sind, kommt in den Blättern verschiedener Allium-Arten, Tritonia, Aspidistria u. A. zur Ausbildung.

»Gemischte Träger« sind in den Blattspreiten verschiedener Palmen vor-

handen. Die in der Mitte des Mesophylls verlaufenden grösseren Gefässbündel sind mit beiderseitigen Bastbelegen versehen; diese »Fibrovasalstränge« repräsentiren die inneren Träger, deren Stellung in der Mitte zwischen Ober- und Unterseite der Blätter anscheinend eine mechanisch unvortheilhafte ist. In manchen Fällen (Livistona chinensis, Chamaerops excelsa) sind diese Bastbelege der Mestombündel allerdings so schwach, dass sie in erster Linie augenscheinlich einem local-mechanischen Zwecke, nämlich zum Schutze der stoffleitenden Stränge dienen. In anderen Fällen dagegen (z. B. Phönix dactylifera, Sabal Adansoni) sind die beiden Gurtungen so stark entwickelt, dass sie unzweifelhaft zur Herstellung der Gesammtfestigkeit bestimmt sind. Neben diesen inneren Trägern ist noch eine grosse Anzahl von subepidermalen Bastbündeln vorhanden, welche verhältnissmässig sehr stark sind. Bei der Dattelpalme treten sie auf der Ober- und Unterseite des Blattes in ungefähr gleich starker Ausbildung auf, allein in unregelmässigen Abständen, so dass nur selten zwei Bündel opponirt sind und sich zu einem Träger combiniren. Genau dieselbe Anordnung der beiderseitigen Bastbündel habe ich noch bei verschiedenen anderen Palmen (Livistona chinensis, Sabal Adansoni, Chamaerops excelsa) beobachtet.





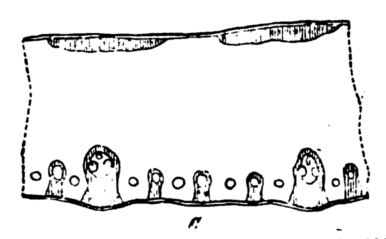


Fig. 59. Trägerquerschnitte aus monocotylen Laubblättern. *A* Phormium tenax. Obere und untere Gurtung nahezu gleich stark, Füllung Mestom. *B* Carex silvatica. Obere Gurtung schwächer, mehr bandförmig; untere Gurtung stärker; Füllung Mestom (mit Bastsicheln auf der Hadromseite) und farbloses Parenchym. *C* Zea Mais, Blattmittelrippe. Die oberen Gurtungen sind als Zugbänder ausgebildet; den unteren Druckgurtungen sind Mestombündel eingelagert.

Die anscheinend so wenig rationelle Anordnung der mechanischen Stränge in den Blättern vieler Palmen wird erst verständlich, wenn man das Verhalten einer vom Sturme gepeitschten Palme in der Natur beobachtet hat. Während der biegungsfest gebaute Stamm sich auffallend steif erweist und fast ohne gebogen zu werden, hin und her schwankt, flattern die Blätter und Blattfiedern unter den stärksten Krümmungen hin und her, schnellen elastisch zurück und nehmen schliesslich ohne bleibende Formveränderungen ihre ursprüngliche Ruhelage wieder ein. Die Blätter sind also nicht in dem Sinne biegungsfest gebaut, wie der Stamm, weil bei der grossen Angriffsfläche, die dem Winde vom Blatt geboten wird, die Erzielung einer biegungsfesten und dabei entsprechend steifen Construction mit einem viel zu grossen Materialaufwand verknüpft wäre. Wohl aber ist die Biegungselasticität der Blätter (verbunden mit bedeutender Schubfestigkeit) eine sehr grosse; dieselben sind zwar fest gebaut, dabei aber sehr biegsam und geschmeidig, und dem entspricht es nun,

wie bereits Stahl[9]) bemerkt hat, dass die mechanischen Stränge von der Peripherie des Blattquerschnittes hinweg gegen die Mitte zu rücken, sowie dass sich die subepidermalen Bastbündel beider Blattseiten nicht in regelmässiger Weise zu Trägern combiniren.

Zu den bilateralen, resp. dorsiventralen Organen, welche stets nur in einer Ebene auf Biegungsfestigkeit in Anspruch genommen werden, gehören, wie G. Worgitzky[10]) gezeigt hat, auch die schraubenfederartig gekrümmten Theile vieler Ranken, welche eine feste und dabei doch elastisch federnde Verbindung der Kletterpflanze mit der Stütze herstellen. Ein auf die ganze Ranke ausgeübter Zug beansprucht die gerade gestreckten Partien derselben natürlich nur auf Zugfestigkeit; im federförmig eingerollten Rankentheile dagegen wird dieser Zug in zwei Componenten zerlegt, in eine biegende und eine tordirende. Beim Auseinanderzerren der Windungen wird jedes kürzeste Stück der gekrümmten Rankentheile nach aussen gebogen, wobei die concave Seite auf Zug, die convexe auf Druck beansprucht wird. Diese Biegung findet stets in derselben Ebene und auch in derselben Richtung statt. Dementsprechend wird zur Herstellung einer Zuggurtung auf der concaven Seite des eingerollten Rankentheiles eine reichliche Ausbildung mechanischer Elemente nothwendig sein, während zur Druckgurtung auf der convexen Seite unter Umständen schon turgescentes Parenchym genügt. Bei Cyclanthera explodens z. B. erscheint die Zuggurtung in Form eines breiten, an seinen Rändern etwas umgeschlagenen Bastbandes, an welches sich innenseitig drei Leitbündel anlegen (Fig. 65). Ihm gegenüber liegen auf der convexen Seite rechts und links zwei kleinere Leitbündel mit starken Bastbelegen. Sie bilden die Druckgurtung der ganzen Construction, die bei den Cucurbitaceen bereits der Anlage nach eine dorsiventrale ist. Bei ursprünglich radialem Bau der Ranke (Passiflora- und Bignoniaarten) kommt die Dorsiventralität dadurch zu Stande, dass in dem federartig gekrümmten Rankentheile der secundäre Holzring auf der concaven Seite ansehnlich dicker wird, als auf der convexen.

3. Die mechanischen Einrichtungen zur Erhaltung der Querschnittsform.

Wird ein cylindrisches Organ gebogen, so hat der kreisförmige Querschnitt desselben die Neigung elliptisch zu werden. Man kann sich davon beim Biegen eines Kautschukschlauches leicht überzeugen. Wenn man ein flächenförmig ausgebreitetes Organ, z. B. ein Laubblatt biegt, so suchen aus demselben Grunde die beiderseitigen Blattflächen ihren Abstand zu verringern. Mit jeder Krümmung eines Organs ist demnach eine gewisse Veränderung seiner Querschnittsform verbunden, welche auf ein möglichst geringes Maass einzuschränken der Pflanze Bedürfniss ist. Solche Veränderungen sind nämlich aus einem doppelten Grunde für die Pflanze schädlich. Durch eine veränderte Querschnittsform des Organes erleidet auch die gegenseitige Lage seiner mechanischen Constructionstheile entsprechende Veränderungen; nun ist es aber eine Voraussetzung ür das verlässliche Functioniren des mechanischen Systems, dass seine Betandtheile, die peripherischen Träger und Gurtungen, in ihrer gegenseitigen

Lage fixirt seien. Hierzu kommt dann noch der sehr ins Gewicht fallende Umstand, dass die Veränderung der Querschnittsform mit radialen Zerrungen und Pressungen verbunden ist, welchen die verschiedenen Gewebe des Organs leicht in so hohem Grade ausgesetzt sein können, dass dadurch ihre Function beeinträchtigt, ihr Zusammenhang gelockert wird. Wie störend müssen z. B. derartige Pressungen die Function der stoffleitenden Gewebe beeinflussen. Wie leicht können stärkere Zerrungen den ohnehin so lockeren Bau des Assimilationssystems schädigen.

Besonders nothwendig sind dementsprechende Aussteifungseinrichtungen in solchen Organen, welche von weiten Luftcanälen durchzogen werden. In diesem Sinne wirken die in den Luftgängen verschiedener Cyperaceen ausgespannten Zellfäden, welche vorwiegend in der Querrichtung verlaufen und sich häufig verzweigend ein zartes Gebälke von ungemein zierlichem Aussehen bilden. Namentlich sind in dieser Hinsicht verschiedene Scirpus-Arten ausgezeichnet. — Die grossen Luftgänge in den Stengeln von Papyrus antiquorum, Juncus glaucus, Scirpus lacustris und anderen Wasser- und Sumpfgewächsen sind zu gleichem Zwecke durch quergestellte Gewebeplatten, Diaphragmen, gefächert. Dieselben treten bei Juncus glaucus und Scirpus lacustris in Abständen von 5—10 mm auf und werden in den meisten Fällen von kleinen Gefässbündeln, den Mestomanastomosen, durchzogen, welche auch ihrerseits als Verspannungen dienen, indem sie die längsverlaufenden Gefässbündel untereinander verkoppeln.

Ausser den eben beschriebenen Aussteifungseinrichtungen sind bei den Phanerogamen noch verschiedene andere Eigenthümlichkeiten des anatomischen Baues vorhanden, die zur Erhaltung der Querschnittsform dienen. So treten nach Karsten's[11]) Beobachtungen in dem von zahlreichen Luftgängen durchzogenen Rindenparenchym der Stützwurzeln der Rhizophoraceen, besonders schön bei Bruguiera eriopetala, in radialer Richtung verlaufende ringleistenförmige Wandverdickungen auf, welche von der Endodermis bis zum peripheren Bastmantel reichen. Da sich diese Verdickungsleisten nicht blos auf einzelne radiale Zellreihen beschränken, sondern auf ganze Lamellen von Rindenzellen erstrecken, so wird durch sie eine sehr wirksame Aussteifung der lockeren Rinde bewerkstelligt.

4. Die mechanischen Einrichtungen für den intercalaren Aufbau.

Nur bei einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Phanerogamen erfolgt das Längenwachsthum der Stammorgane in der Weise, dass sich die Zellbildung und Zellstreckung blos auf die Scheitelregion und die jüngsten Internodien beschränkt. Dieses einfache Aufsetzen neuer Constructionstheile auf einen hinlänglich erstarkten Unterbau, wie Schwendener einen solchen Wachsthumsmodus charakterisirt, findet z. B. bei den Palmen, Dracaenen, Pandaneen, verschiedenen Liliaceen etc. statt. Weit häufiger dagegen erfolgt die Längenzunahme der Stammorgane durch intercalare Wachsthumserscheinungen, welche besondere Anpassungen seitens des mechanischen Systems nothwendig machen.

Bei den meisten Dicotylen und vielen Monocotylen besitzen die Stengelorgane ziemlich lange Wachsthumszonen, welche sich gewöhnlich über mehrere

Internodien erstrecken und je nach der betreffenden Species eine Länge von ca. 2—50 cm besitzen. Diese im Wachsthum begriffenen Stengeltheile werden natürlich entsprechend biegungsfest gebaut sein müssen und sich deshalb von den ausgewachsenen Stammpartien bezüglich der Constructionsformen ihres mechanischen Systems nicht wesentlich unterscheiden. Der Unterschied wird sich vielmehr in der Qualität des zum Aufbau des Skelets verwendeten Materials zeigen; aus Gründen, welche bereits in einem früheren Capitel ausführlich auseinandergesetzt wurden, wird der Bast durch das dehnsame, wachsthumsfähige Collenchym zu ersetzen sein. So stellt dieses Gewebe, welches gewöhnlich in Form von subepidermalen Platten und Rippen auftritt, ein »vorläufiges Skelet« dar, ein Arbeitsgerüste, welches bei verschiedenen Moncotylen, (Tradescantia, Dioscorea, Tamus) und krautigen Dicotylen (Cucurbitaceen, Umbelliferen u. A.) auch späterhin das eigentliche Stereom während der ganzen einjährigen Vegetationsperiode unterstützt, bei den Holzgewächsen dagegen nach genügender Erstarkung des Zweiges durch Korkbildung gewöhnlich abgeworfen wird.

Eine wesentlich andere Art, intercalar wachsende Organe zu schützen, besteht in der Verdickung der Internodien in der Region des stärksten Wachsthums. Bei Tradescantia erecta befindet sich diese Region an der Basis des betreffenden Internodiums, wo dementsprechend sein Durchmesser fast doppelt so gross ist, als oben. Umgekehrt verhält sich die Sache bei den Blüthenschäften verschiedener Compositen, deren obere Regionen die vorzugsweise intercalar wachsenden sind. Von Westermaier[12]) wurde darauf aufmerksam gemacht, dass die nach oben zunehmende Dicke dieser Schäfte offenbar als eine Anpassung an diese Art des intercalaren Wachsthums aufzufassen sei. Die Verdickung ist manchmal eine sehr auffällige. Bei Arnoseris minima ist der Durchmesser des Blüthenschaftes unmittelbar unter dem Köpfchen bisweilen sechsmal so gross als an der Basis des Schaftes.

Die vollkommensten Einrichtungen zum Schutze des intercalaren Längenwachsthums finden sich an den Halmen der Gramineen und Cyperaceen. An der Basis jedes Halminternodiums befindet sich eine verhältnissmässig kurze Zone, in welcher die Gewebe im meristematischen Zustande verharren und einen intercalaren Vegetationspunkt vorstellen. Selbstverständlich ist diese Zone von weicher Beschaffenheit und mechanisch fast gar nicht widerstandsfähig. Soll demnach das Internodium an dieser Stelle nicht bei dem geringsten Windstoss abbrechen oder auch nur die Last des darüber befindlichen Halmstückes tragen, so muss es durch ein besonderes Organ entsprechend geschützt werden. Dies geschieht durch die Blattscheide, welche die ganze meristematische und wachsthumsfähige Region des Internodiums vollständig umhüllt. Das mechanische System der Blattscheide hat also das noch unentwickelte Skelet des umhüllten Internodiumabschnittes zu ersetzen. Die ein Rohr bildende Scheide muss biegungsfest gebaut sein und zu diesem Behufe ist ihr mechanisches System nicht wie in einer bilateralen Blattspreite angeordnet, sondern wie in einem hohlen Stengelorgane. Die Bastrippen sind peripherisch gelagert und treten also in kräftiger Ausbildung unter der Epidermis der Aussenseite auf, während die Innenseite entweder gar keine oder blos sehr schwach ausgebildete Bastgurtungen besitzt (Fig. 60). Dieser Fall zeigt wieder auf das Deutlichste, dass die

Anordnung der Bastbündel nicht von morphologischen sondern ausschliesslich von mechanischen Principien beherrscht wird.

Dieselbe Aufgabe, welche die Laubblattscheiden der Glumaceen besitzen, kommt jenem eigenthümlichen Scheidenorgane zu, welches bei der Gattung Armeria, von der köpfchenförmigen Inflorescenz nach abwärts reichend, den oberen Theil des Blüthenschaftes röhrenförmig umhüllt. Wie Westermaier überzeugend darlegte, sprechen alle Verhältnisse dafür, dass diese Scheiden einen Stützapparat für den intercalaren Aufbau vorstellen.

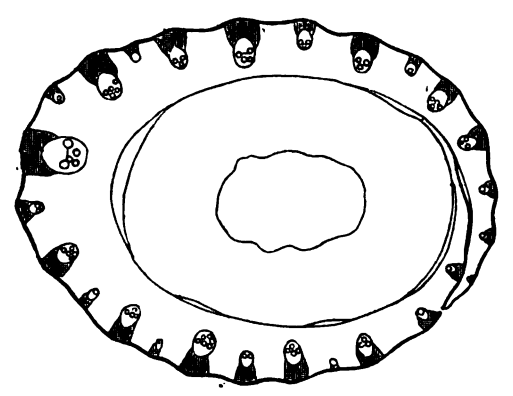


Fig. 60. Querschnitt durch die Blattscheide von Brachypodium silvaticum, $^1/_2$ cm über dem Knoten. Subepidermale Bastbündel mit angelehnten Mestomsträngen. Vergr. 30.

B. Herstellung der Zugfestigkeit.

Alle Organe, welche zur Befestigung der Pflanzen dienen, sei es nun im Erdreich oder an Felswänden, Baumstämmen, Zweigen etc., werden häufig auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen. Vor allem gilt dies für die Wurzeln,

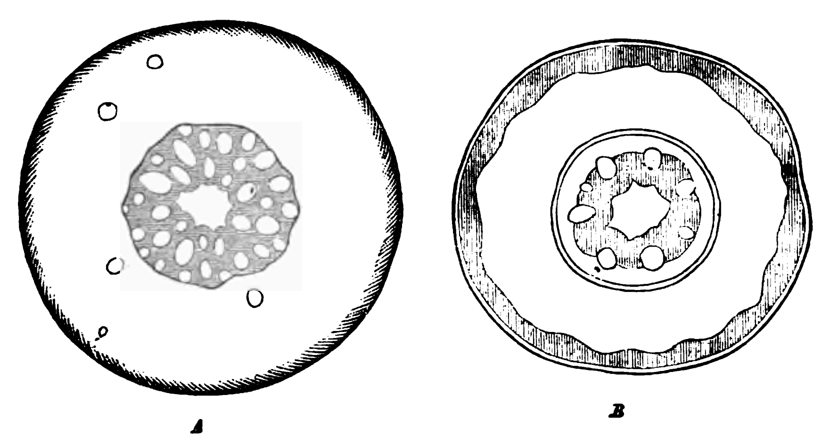


Fig. 61. *A* Querschnitt durch ein Rhizom von Carex glauca; mechanisches System in Form eines centralen, dickwandigen Hohlcylinders, in welchem zahlreiche Mestombündel eingebettet sind. *B* Nebenwurzel I. Ordnung von Zea Mais. Mechanisches System 1. als centraler dickwandiger Hohlcylinder (zur Herstellung der Zugfestigkeit), 2. als subepidermaler Hohlcylinder (zur Herstellung der Druckfestigkeit.)

welche »im Ganzen genommen als Modelle zugfester Constructionen« gelten können. Wie im vorigen Abschnitte auseinandergesetzt wurde, besteht die vortheilhafteste Anordnung des mechanischen Systems in zugfesten Organen in der Vereinigung der widerstandsfähigen Elemente zu einer einzigen compacten tauförmigen Masse von centraler Lage. Wir sehen demnach bei sämmtlichen zugfest

gebauten Wurzeln das mechanisch wirksame Gewebe sammt den stoffleitenden Elementen einen axilen Strang bilden. Nach der Art der Vertheilung des mechanischen Gewebes auf dem Querschnitte dieses Wurzelstranges lassen sich verschiedene Typen unterscheiden: 1. Im einfachsten Falle wird die Mitte des Stranges von einem axilen Stereombündel eingenommen, um welches herum sich die Leptom- und Hadrombündel anordnen (Nebenwurzeln von Stachys silvatica, Mentha aquatica, Hedera Helix). 2. An das axile Stereombündel setzen sich Leisten von mechanischem Gewebe an, welche die Leptom- und Hadromstränge von einander trennen (Nebenwurzeln der meisten Gräser und Cyperaceen). 3. Das Stereom beschränkt sich auf diese mechanischen Gewebestreifen, die Mitte des ganzen Stranges wird von einen parenchymatischen Markcylinder eingenommen (Smilax), in welchem wieder zerstreute Bastbündel auftreten können (viele Palmenwurzeln). 4. Das Stereom tritt in Form von halbmondförmigen Bastbelegen an den Aussenseiten der Leptomstränge auf (Pisum, Phaseolus u. a. Leguminosen).

In ähnlicher Weise wie bei den Wurzeln sind auch die Bastmassen jener Rhizome, welche zur Befestigung der Pflanze im Boden beitragen, zu dickwandigen axilen Röhren oder sogar zu compacten Strängen vereinigt; besonders auffallend zeigen die Rhizome der Gramineen, Cyperaceen und Juncaceen diese centrale Anordnung ihres mechanischen Systems, so dass diese Organe den Wurzeln anatomisch-physiologisch näher stehen, als den ihnen morphologisch gleichartigen oberirdischen Stammorganen (Fig. 61 *A*).

Dieser anatomische Gegensatz zwischen ober- und unterirdischen Pflanzentheilen, welcher auf der Biegungsfestigkeit der einen, auf der Zugfestigkeit der anderen beruht, kann unter Umständen schon an einem und demselben Organe zum Ausdruck kommen. Auch in dieser Hinsicht sind verschiedene Cyperaceen und Juncaceen als ausgezeichnete Beispiele zu nennen. Das unterste Halmstück von Juncus glaucus steckt mehrere cm tief im festen Boden und wird hier bei Biegungen des oberirdischen Theiles des Halmes ähnlich wie eine Pfahlwurzel ausschliesslich auf Zugfestigeit beansprucht. Niemand wird nun von diesem unterirdischen Halmstück einen rhizomähnlichen Bau erwarten. Die anatomische Untersuchung lehrt im Gegentheile, dass alle Bastbündel und Mestomstränge des oberirdischen Halmstückes im unterirdischen eine nahezu unveränderte Stellung einnehmen. Allein die quantitative Ausbildung, die Stärke der einzelnen Bastbündel ist im unterirdischen Halmstück eine wesentlich andere. Vergleicht man die Querschnittsansichten *A* und *B* in Fig. 55, so erkennt man auf den ersten Blick die centripetale Tendenz des mechanischen Systems im unterirdischen, die centrifugale Tendenz im oberirdischen Halmabschnitt. Vor allem fällt der Unterschied in der Ausbildung der subepidermalen Bastrippen auf, welche in dem biegungsfesten Halmstücke viel breiter sind und tiefer einspringen, als im zugfesten Theile; hier hat sich ihr Querschnitt um das 3—4fache verkleinert, dafür sind die inneren Gurtungen der Hauptträger viel mächtiger geworden, und auch die auf der Aussenseite der grossen Mestombündel auftretenden Bastbelege sind so stark, dass sie gewiss nicht blos eine localmechanische Bedeutung haben.

Im Anschlusse an die unterirdischen Organe sind die Stengel der Schling- und Kletterpflanzen zu besprechen, welche gleichfalls auf Zugfestigkeit in Anspruch genommen werden. Bei windenden Pflanzen sind die Stengeltheile in

Folge des Dickenwachsthums der Stützen und ihrer durch den Wind verursachten Biegungen einem Zuge ausgesetzt; bei Kletterern kommt noch das Auseinanderweichen der einmal erfassten Stützpunkte hinzu, ferner ein schlaffes Herunterhängen grösserer oder kleinerer Pflanzentheile [13]). Diesen mechanischen Bedingungen entspricht eine centripetale Tendenz des mechanischen Systems, welche entweder blos durch eine Verdickung der Markzellen angedeutet wird, wie z. B. bei Tamus und Dioscorea, oder zu einer thatsächlichen Contraction der mechanischen Gewebe führt. So sind z. B. bei den kletternden Monocotylen Carludovica und Calamus Rotang auch die innersten Bündel des Stammes mit starken Bastbelegen versehen und bei verschiedenen Piperaceen-Stämmen (Macropiper, Piper) liegt an der Innenseite des peripherischen Gefässbündelkreises das Mark umhüllend ein Ring mechanischer Zellen.

Alle submersen Wasserpflanzen, mögen sie in fliessendem oder stehendem Wasser leben, müssen mehr oder minder zugfest gebaut sein. Von besonderem Interesse sind in dieser Hinsicht ihrer verschiedenartigen Standortsverhältnisse halber die Potamogeton-Arten. Wie von Schwendener ausführlich gezeigt wurde, besitzen diejenigen Arten, welche nur in stehenden oder langsam strömenden Wassern leben (Potamog. crispus, densus und pectinatus) weder in der Rinde, noch im axilen Mestomcylinder besondere mechanische Zellen. Den sehr geringen Ansprüchen, welche an die Zugfestigkeit ihrer Stengel gestellt werden, vermag der axile Mestomcylinder vollständig Genüge zu leisten. Andererseits zeigen aber die an rascher fliessendes Wasser angepassten Formen (Pot. lanceolatus, longifolius, compressus etc.) nicht blos eine entsprechende Verstärkung ihres Centralstranges mittelst mechanischer Zellen, auch in die maschige Rinde ist eine grössere oder geringere Zahl von zerstreuten Bastbündeln eingebettet, welche offenbar ein Zerreissen oder Abstreifen des lockeren, von Luftcanälen durchzogenen Rindengewebes verhüten sollen.

An dieser Stelle ist auch noch auf die zugfesten Constructionen in hängenden Fruchtstielen und Inflorescenzachsen aufmerksam zu machen. Die Herstellung der erforderlichen Zugfestigkeit geschieht entweder durch Contraction des Bastringes, oder durch Ausstattung der inneren Mestombündel mit stärkeren Bastbelegen (Platanus, Stanhopea insignis).

C. Herstellung der Druckfestigkeit.

1. Festigkeit gegen radialen Druck.

Alle unterirdischen oder im Wasser vegetirenden Organe sind einem radialen Drucke ausgesetzt, welchen das umgebende Medium auf ihre Oberfläche ausübt. Wenn nun, wie dies gewöhnlich der Fall ist, das Rindenparenchym dieser Organe von Luftcanälen durchzogen wird und überhaupt einen lockeren Bau zeigt, so muss das Organ durch einen festen peripherischen Mantel gegen jene radialen Druckkräfte geschützt sein. Zuweilen genügt für diesen Zweck schon die mittelst einiger Parenchymzelllagen verstärkte Epidermis, z. B. bei Najas, Sagittaria, Juncus supinus, Alisma natans etc., welche sämmtlich in stehendem oder langsam fliessendem Wasser leben. Dagegen stellt sich bei

Organen, welche in lehmigem oder wasserdurchtränktem Boden wachsen, mit den grösseren Luftcanälen zugleich die Nothwendigkeit einer Verstärkung der Rinde mittelst dickwandiger Parenchym- oder echter Bastzellen ein. So kommt es in den Wurzeln verschiedener Carex-Arten (C. stricta, caespitosa, vulgaris) und Gramineen zur Ausbildung eines hohlcylindrischen Bastmantels, dessen Zellwandungen theilweise verkorkt sind.

2. Festigkeit gegen longitudinalen Druck.

Jedes aufrechte Stammorgan, welches die Last der Aeste und Zweige und des Laubes zu tragen hat, wird wie eine Säule auf rückwirkende Festigkeit in Anspruch genommen. In einem früheren Capitel wurde auseinandergesetzt, dass in solchen säulenfesten Organen das mechanische Princip die gleiche Vertheilung des widerstandsfähigen Materials verlangt, wie in biegungsfesten Organen. Es soll deshalb auf sie nicht näher eingegangen werden.

Von grösserem Interesse sind hier jene Organe, welche abwechselnd auf Zug- und Säulenfestigkeit beansprucht werden. Hierher gehören z. B. die Stützwurzeln der Pandanus-Arten, von Iriartea exorrhiza, Rhizophora Mangle und anderen Rhizophoraceen; ferner die kranzförmig aus den untersten Knoten des Maishalmes hervorbrechenden Adventivwurzeln, welche ihrer Function nach als echte Stützwurzeln bezeichnet werden können.

Die Stützwurzeln von Rhizophora Mangle besitzen, wie Warming[14]) gezeigt hat, einen ausgesprochen stammähnlichen Bau; ihre Mitte nimmt ein dicker Markkörper ein, um welchen herum abwechselnd die zahlreichen Leptom- und Hadrombündel, einen Hohlcylinder (das polyarche Gefässbündel) bildend, angeordnet sind. Die wasserleitenden Stränge dieses Hohlcylinders werden auf der dem Marke zugekehrten Seite von dickwandigen mechanischen Zellen begleitet, deren Anordnung mithin die Säulen- resp. Biegungsfestigkeit der Wurzeln klar zum Ausdruck bringt. Nach dem secundären Dickenwachsthum erhöht ein libriformreicher Holzring die Festigkeit. Aehnlich sind auch die Stützwurzeln von Rhizophora mucronata und Bruguiera eriopetala gebaut.

Eine ausführliche Beschreibung verdienen namentlich die Stützwurzeln von Zea Mais. Durch das im Erdreich zur Ausbildung gelangte Wurzelsystem wäre der aufschiessende Maisstengel nur unzureichend gestützt. Aus den 1—2 untersten Knoten des oberirdischen Stammstückes brechen deshalb dicht nebeneinander Adventivwurzeln hervor, welche an jedem Knoten einen sehr regelmässigen Kranz bilden. Diese Wurzeln wachsen nun nicht senkrecht nach abwärts, sondern in mehr oder weniger schiefer Richtung, wobei sämmtliche Wurzeln eines Kranzes nahezu denselben Eigenwinkel einhalten (Fig. 62 *V*, *V*[1]). Nachdem dann die Wurzeln je nach der Höhe des Knotens in grösserer oder geringerer Entfernung vom Stamme in den Boden gedrungen sind, treiben sie hier zahlreiche Nebenwurzeln und befestigen sich in genügender Weise.

Wenn nun der Maisstamm vom Winde gebogen wird, so ist es klar, dass die der Windrichtung zugekehrten Wurzeln auf Zugfestigkeit, die von ihr abgekehrten auf Säulenfestigkeit in Anspruch genommen werden. Auf diese Weise hat im Laufe der Vegetationsperiode jede Wurzel abwechselnd als zugfestes und

als säulenfestes Organ zu dienen und ist auch dementsprechend gebaut. Der sonst bei Wurzeln solide Fibrovasalcylinder besitzt eine weite Markhöhlung, so dass das Mestom und die dasselbe begleitenden Stereiden einen Hohlcylinder bilden (Fig. 61 *B*). Derselbe zeigt die für Wurzeln charakteristische Anordnung seiner Mestomelemente, von welchen namentlich ein Kranz weitlumiger Gefässe auffällt; die Zwischenräume werden von verhältnissmässig dünnwandigen Bastzellen ausgefüllt, so dass dieser Hohlcylinder zugleich eine mechanische Bedeutung hat. Umgeben wird er von einer C-förmig verdickten Schutzscheide. Die Rinde besteht aus verdickten Parenchymzellen und geht gegen aussen zu allmählich in

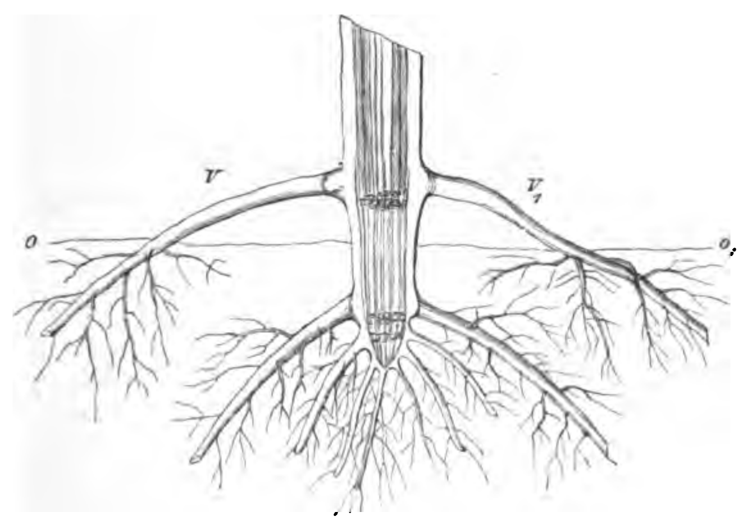


Fig. 62. Längsschnitt durch den Wurzelstock und die untersten Stamminternodien von Zea Mais. vv^1 Adventivwurzeln, welche aus einem über dem Niveau des Bodens (o—o^1) befindlichen Knoten hervorgebrochen sind, und eine nachträgliche feste Verankerung und Stützung des Stammes zum Zwecke haben. Die Faserwurzeln sind der Deutlichkeit des Ganzen halber in spärlicherer Anzahl gezeichnet.

einen mehr oder weniger breiten subepidermalen Bastring über, dessen Zellen sehr stark verdickt und tüpfelreich sind. Ueber die Maassverhältnisse der verschiedenen Gewebecomplexe auf dem Wurzelquerschnitt geben folgende Zahlen Aufschluss. Eine sehr kräftig gebaute Wurzel besitzt im ausgetrockneten Zustande knapp über dem Erdboden einen Radius von durchschnittlich 2 mm. Die Dicke des subepidermalen Bastringes beträgt 0,3—0,6 mm, jene der ganzen Rinde (inclusive Bastring) 1,1 mm, die des Fibrovasalringes 0,3 mm. Der Radius der Markhöhlung ist 0,6 mm lang. Aus diesen Zahlen geht hervor, dass der innere Hohlcylinder eine mehr axile als peripherische Lage besitzt.

Das mechanische System der Stützwurzeln von Zea Mais besteht demnach aus zwei Hohlcylindern. Der äussere besteht blos aus Bastgewebe und bedingt hauptsächlich die Säulenfestigkeit des Organs. Der innere enthält die Mestomelemente und dient in erster Linie zur Herstellung der Zugfestigkeit. Im Allgemeinen muss aber aus dem anatomischen Bau dieser Stützwurzeln gefolgert werden, dass sie mehr als säulenfeste, denn als zugfeste Constructionen fungiren, da sonst nicht einzusehen wäre, weshalb sich der sonst bei den Gräsern

solide Fibrovasalcylinder in diesen Wurzeln zu einem Hohlcylinder erweitert hat, welcher blos ein zartwandiges, leicht verschrumpfendes Markgewebe umgiebt.

Die soeben geschilderten Organe kommen nicht blos beim Mais vor. Ganz ähnlich gebaute Stützwurzeln lassen sich auch an den verschiedenen Sorghum-Arten und anderen stark gebauten, hohen Gramineenformen beobachten.

In ganz anderer Weise sind die Stützwurzeln von Pandanus ihrer mechanischen Doppelfunction angepasst. Ueber den Querschnitt des Centralcylinders sind zahlreiche Leitbündel mit starken Bastbekleidungen zerstreut und das Rindengewebe wird von zahlreichen grösseren und kleineren Bastbündeln durchzogen. Das mechanische System vertheilt sich also gleichmässig über den ganzen Querschnitt und nur die Combination von Zug und Druck lässt diese Vertheilung des Materials begründet erscheinen.

Zu den strebefest gebauten Organen sind schliesslich noch die geraden Stacheln und Dornen zu rechnen; bei den Monocotylen (Agave americana, Chamaerops humils, Livistona sinensis) besitzen sie nach Schwendener durchgehends, dem mechanischen Princip entsprechend, einen starken subepidermalen Bastring.

D. Herstellung der Schubfestigkeit.

Wenn mechanische Kräfte auf einen Körper in der Art einwirken, dass sie seine kleinsten Theilchen auf einander zu verschieben trachten, so pflegt man dieselben als scheerende Kräfte zu bezeichnen, und diejenige Festigkeit des Körpers, welche den Scheerkräften Widerstand leistet und das wechselseitige Vorbeigleiten der kleinsten Theilchen hindert, heisst Schubfestigkeit. Bei jeder Biegung eines cylindrischen oder flächenförmigen Organs treten Scheerkräfte auf, welche aber bei einfachen Biegungen ziemlich belanglos sind und keine besonderen Einrichtungen zur Herstellung der Schubfestigkeit nothwendig machen. Wenn aber solche Einrichtungen trotzdem, namentlich an flächenförmigen Organen, zur Ausbildung gelangen, so geschieht dies deshalb, weil bei starker Luft- oder Wasserströmung die Inanspruchnahme auf Schubfestigkeit eine wesentliche Steigerung erfährt. Ein im Winde flatterndes Laubblatt ist Scheerkräften ausgesetzt, welche senkrecht zu seiner Flächenausdehnung wirken und es zu zerfetzen drohen. Um dieser Gefahr wirksam zu begegnen, müssen offenbar die zur Herstellung der Biegungsfestigkeit dienenden Träger durch möglichst zahlreiche Querverbindungen fest miteinander verkoppelt sein. Dies geschieht nun durch die schon bei früherer Gelegenheit erwähnten Gefässbündelanastomosen, welche in monocotylen und dicotylen Blättern ein reiches Netzwerk bilden, und namentlich an den durch Naturselbstdruck gewonnenen Abbildungen stets auf das deutlichste hervortreten. Diese Leitbündelanastomosen sind häufig von Bastzellen begleitet. Bei Maranta arundinacea besteht die Mehrzahl der Anastomosen ausschliesslich aus Stereiden. An dieser Stelle mögen auch die schon von Mettenius eingehend beschriebenen »Scheinnerven« in den zarten Blattspreiten verschiedener Trichomanes-Arten (Hymenophyllaceen) erwähnt werden, welche ebenfalls blos aus mechanischen Elementen bestehen.

Besonders wirksamer Schutzeinrichtungen bedürfen natürlich die Blatt-

ränder, welche der Gefahr des Einreissens am ehesten unterliegen[15]). Im einfachsten und zugleich häufigsten Falle besitzen die Epidermiszellen des Blattrandes dickere Aussenwandungen, als diejenigen der Spreite; der Dickenunterschied ist oft in hohem Grade auffällig. Sehr häufig werden auch subepidermale Zellschichten zur Verstärkung des Blattrandes herangezogen, welche entweder in Form von mehr oder minder stark verdickten Collenchymzellen (Aroideen), oder als wohl differenzirte Bastbündel ausgebildet sind. Die Querschnittsform dieser Bast- oder Collenchymzellen kann eine sehr verschiedenartige sein. Wenn der Blattrand eine scharfe Kante bildet, so gleicht der subepidermale Bastbeleg im

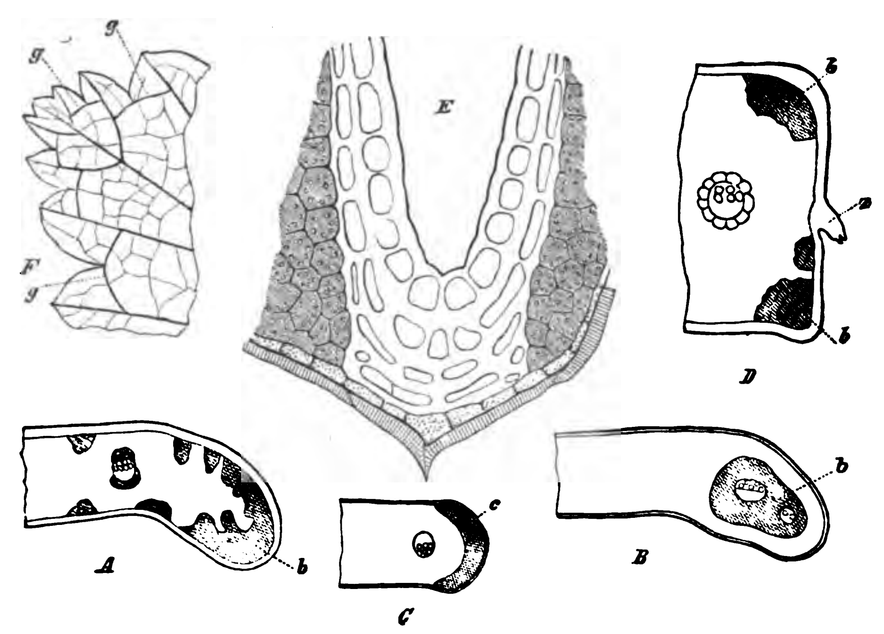


Fig. 63. Mechanische Einrichtungen zum Schutze des Blattrandes. *A—D* Querschnitte durch Blattränder; *A* Theophrasta Jussieui mit einem unregelmässig contourirten subepidermalen Randbastbündel (*b*). *B* Theophrasta imperialis; das Randbastbündel (*b*) ist von der Epidermis durch einige Parenchymzelllagen getrennt; in dasselbe sind zwei Mestombündel eingebettet. *C* Eucalyptus sp.; *c* subepidermale Collenchymsichel. *D* Phoenix dactylifera, Rand einer Blattfieder; in der oberen und unteren Kante ein Bastbündel (*b*); bei *z* der Rest des Gewebestreifens, welcher den Zusammenhang mit der benachbarten Blattfieder herstellte. *E* Längsschnitt durch das sichelförmige mechanische Gewebe in einer Ecke zwischen zwei Blattzähnen von Sanguisorba carnea, welches das Einreissen der Blattspreite verhütet. Das mechanische Gewebe sitzt gegen innen einem querüber gespannten Leitbündel auf, von welchem in der Figur blos die Parenchymscheide und eine Tracheidenreihe dargestellt sind. *F* Theil einer Laubblattspreite von Ribes rubrum. Durch querüber gespannte Gefässbündel wird das Einreissen der Blattspreite verhindert.

Querschnitt häufig einer Pfeilspitze, wie z. B. bei den Irisarten, bei Eryngium etc. Bei mehr abgerundetem Blattrande ist der Stereombeleg gewöhnlich sichel- oder halbmondförmig (Eucalyptus sp., Fig. 63 *C*) oder er löst sich bisweilen in mehrere kleine Bündel auf, welche unregelmässig geformt und ungleich stark sind. Bei der Dattelpalme sind die Blattfiedern an beiden Rändern wie abgeschnitten und ebenso dick wie in der Mitte der Spreite. Die Fieder besitzt derart ziemlich ebene Seitenflächen, welche ebenso breit sind, als das Blatt dick ist, und von welchen in der Mittellinie je ein schmaler, vertrockneter Gewebestreifen vorspringt (Fig. 63 *D z*). Dieser im Querschnitt zapfenförmige

Streifen repräsentirt den Rest des Verbindungs-Gewebes zwischen zwei benachbarten Blattfiedern, welche bekanntlich erst durch eine nachträgliche Spaltung von einander getrennt werden. Die Zellen dieses Gewebestreifens sind klein, ihre Wandungen verdickt und allem Anscheine nach auch cuticularisirt. In den Winkeln, welche die Seitenfläche der Fieder mit der oberen und unteren Blattfläche einschliesst, befindet sich je ein starkes Bastbündel; so kommt es, dass die beiden stärksten subepidermalen Träger der ganzen Blattfieder zugleich als mechanische Einrichtung zum Schutze des Blattrandes fungiren.

Nicht immer sind die Bastbündel des Blattrandes streng subepidermal gelagert. Zuweilen werden sie von der Epidermis durch einige chlorophyllführende Parenchymzelllagen getrennt, in welchem Falle gewöhnlich das den »Randnerv« bildende Mestombündel dem Baststrange seitlich anliegt oder in denselben eingebettet ist (Theophrasta imperialis, Fig. 63 *B*). Schliesslich kommt es auch häufig vor, dass sich subepidermale Bastbündel mit den verstärkten Randnerven combiniren, in welchem Falle wieder die verschiedenartigsten Querschnittsformen auftreten können.

In sehr merkwürdiger Weise erfolgt die Festigung des Blattrandes bei den Aloë-Arten. Hier sind es palissadenförmige Sklerenchymzellen, welche, eine subepidermale Lage bildend, den Blattrand schützen. Dieselben gehen gegen die Blattfläche zu allmählich in chlorophyllführende Palissadenzellen über; es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass bei den Aloën die Schutzbedürftigkeit des Blattrandes einen Functionswechsel der randständigen specifischen Assimilationszellen eingeleitet und ihre Metamorphose in mechanische Zellen zur Folge gehabt hat.

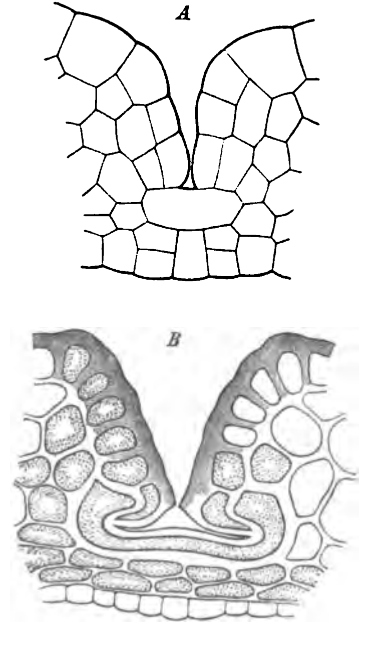


Fig. 64. Querschnitt durch eine Commissur der Blattscheide von Equisetum hiemale, *A* im meristematischen, *B* im ausgebildeten Zustande.

Wenn das Blatt ganzrandig ist, so sind die besprochenen Einrichtungen ringsum von ziemlich gleicher Ausbildung. Bei gebuchtetem, gekerbtem oder gesägtem Blattrande stellt sich dagegen häufig die Nothwendigkeit heraus, die der Gefahr des Einreissens besonders ausgesetzten Einschnitte zwischen den einzelnen Lappen und Zähnen noch auf besondere Weise zu schützen. Zu diesem Behufe dienen häufig starke Mestomanastomosen, welche derart querüber gespannt werden, dass sie die Winkel zwischen den Blattzähnen nahezu tangiren. Solche Querverspannungen sind namentlich bei verschiedenen Ribes-Arten schön ausgebildet (Ribes rubrum, Fig. 63 *F gg*). In anderen Fällen wird der Grund jedes Einschnittes von einem sichelförmig gekrümmten Belege umfasst, welcher aus stark verdickten, meis

collenchymatischen Zellen besteht. Bei verschiedenen Poterium- und Sanguisorba-Arten (Fig. 63 *E*) sind diese Sicheln besonders schön ausgebildet. Die Verdickung der parallel zum Blattrande gestreckten farblosen Zellen ist ebenso auffallend wie ihre scharfe Abgrenzung gegen das benachbarte Chlorophyllparenchym. Nach innen zu stützt sich diese Sichel häufig auf eine querüber gespannte Mestomanastomose[16]).

An dieser Stelle mögen auch die eigenthümlichen von C. Müller beschriebenen »Ankerzellen« erwähnt werden, welche an den Scheidenblättern der Equiseten das Einreissen längs der schwachen Commissuren, zwischen den Scheidenzähnen, erschweren (Fig. 64). Mit Rücksicht auf ihre Function wären diese eigenthümlichen mechanischen Zellen wohl treffender als »Klammerzellen« zu bezeichnen, da sie wie Klammern die einzelnen Längsabschnitte (Blätter) der Scheide zusammenhalten[17]).

V. Die Abhängigkeit der Ausbildung des mechanischen Systems von äusseren Einflüssen.

Die qualitative und quantitative Ausbildung des mechanischen Systems gehört im Allgemeinen zu den erblichen Merkmalen der betreffenden Pflanzenart. Daneben macht sich aber in vielen Fällen als zweckmässige Anpassungserscheinung eine directe Abhängigkeit von äusseren Einflüssen geltend, welche in der Entwickelungsgeschichte des einzelnen Individuums und seiner Organe zum Ausdruck kommt.

Vor Allem ist hier die Abhängigkeit der Ausbildung des mechanischen Systems von jenen mechanischen Einflüssen in Betracht zu ziehen, gegen welche sich eben die Pflanze durch Ausbildung eines Skeletes zu schützen sucht.[18]) Diese mechanischen Einflüsse wirken auf das sich entwickelnde Stereom, vorausgesetzt, dass sie ein gewisses Ausmaass der Intensität nicht überschreiten, als ein die qualitative und quantitative Ausbildung fördernder Reiz ein. Schon Th. A. Knight hat eine hierhergehörige Beobachtung mitgetheilt, wenn auch das diesbezügliche Experiment in anderer Absicht angestellt wurde. Freistehende, 6—7 Fuss hohe Apfelbäumchen wurden bis auf 3 Fuss Höhe derart locker an Pfählen festgebunden, dass blos die oberen Stammpartien und Aeste sich frei bewegen konnten. »Im nächsten Sommer war an diesen Theilen, die vom Winde bewegt worden waren, viel neues Holz angesetzt, während die tiefer liegenden Partien und die Wurzeln nur wenig in die Dicke gewachsen waren.« Ein Bäumchen, welches im Winter derart fixirt worden war, dass es vom Winde blos in der Richtung von Nord nach Süd hin und her bewegt werden konnte, besass im nächsten Herbste einen in dieser Richtung grösseren Stammdurchmesser. Sein Verhältniss zu dem darauf senkrecht stehenden Durchmesser war wie 13:11. An dieser stärkeren Dickenzunahme der beiden mechanisch beanspruchten Seiten des Holzkörpers war jedenfalls auch das Libriform betheiligt.

In neuerer Zeit wurden die ersten hierhergehörigen Beobachtungen an Ranken angestellt. Es ist eine bekannte Thatsache, dass jene Ranken, welche keine Stützen erfassen können, viel schwächer bleiben, als solche, die sich um Stützen

schlingen und normal functioniren. Gewöhnlich gehen jene auch früher zu Grunde, vertrocknen und werden abgeworfen. In Figur 65 sind Querschnitte durch den korkzieherförmig gewundenen Theil zweier gleich alter Ranken von Cyclanthera explodens dargestellt, von denen die eine eine Stütze erfasst hatte (A_1), die andere nicht (B_1). Bei der ersteren ist die Zuggurtung auf der concaven Innenseite der Ranke (vgl. p. 160) stark entwickelt. Das aus 2—3 Zellschichten bestehende Bastband zeichnet sich durch die Dickwandigkeit seiner Elemente aus (A_2) und ebenso sind die beiden Gefässbündel auf der convexen Aussenseite der Ranke mit je einem kräftigen Bastbelege versehen, der im Querschnitt aus 7—10 Zellen besteht. In der anderen Ranke dagegen, die keine Stütze erfasste, ist das Bastband auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen geblieben. Seine Wandungen sind blos schwach collenchymatisch verdickt, weich und häufig verbogen (B_2). Blos einzelne Zellen, zumal an den Rändern des Bandes, weisen dickere Wände auf. Die Bildung von Bastbelegen an den beiden Gefässbündeln auf der convexen Seite der Ranke ist vollständig unterblieben (B_1). —

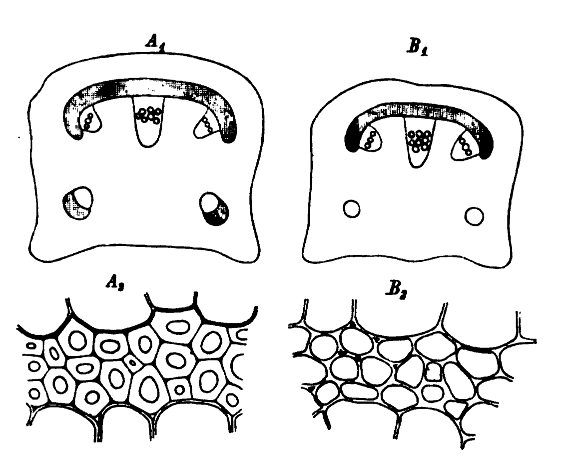


Fig. 65. Querschnitte durch Ranken von Cyclanthera explodens. Nähere Erklärung im Text.

Hierher gehören auch die Beobachtungen Treub's über das starke Dickenwachsthum der reizbaren Kletterhaken von Artobotrys, Ancistrocladus, Uncaria u. A., sobald dieselben eine Stütze erfasst haben. Dieses Dickenwachsthum zielt vor Allem auf die reichliche Ausbildung von mechanischen Zellen ab. Ungewiss bleibt dabei, inwieweit der das Wachsthum auslösende Reiz in dem Druck besteht, welchen der Kletterhaken seitens der Stütze erfährt, oder ob es in erster Linie der Zug ist, der auf den befestigten Haken ausgeübt wird.

Von Interesse sind die Ergebnisse von Belastungsversuchen, welche Worgitzky mit einigen Ranken angestellt hat; nachstehende Zahlen beziehen sich auf zwei korkzieherförmig gewundene Ranken von Passiflora quadrangularis.

	Belastung in g bis zur Elastizitätsgrenze	Belastung in g bis zum völligen Ausziehen der Windungen	Belastung in g bis zum Zerreissen
Ranke mit Stütze	40	500	600
Ranke ohne Stütze	8	250	350

Ausgedehntere Versuche über den Einfluss von künstlichem Zug oder Druck auf die Ausbildung des mechanischen Systems habe ich bereits in der 1. Auflage dieses Buches für wünschenswerth erklärt. In neuerer Zeit sind nun solche

Experimente von Hegler ausgeführt worden, worüber Pfeffer einen vorläufigen Bericht erstattet hat. Dieselben haben das sehr bemerkenswerthe Ergebniss geliefert, dass ein mechanischer Zug eine sehr erhebliche Zunahme der Festigkeit des betreffenden Organs veranlasst, indem die schon vorhandenen mechanischen Elemente dickwandiger und auch zahlreicher werden, natürlich nur in jenen Theilen des Organs, welche noch wachsthums- und bildungsfähig sind. Zuweilen geht die Reaction der Pflanze soweit, dass normalerweise fehlendes Bastgewebe gebildet wird, wie z. B. im Blattstiel von Helleborus niger, wo nach starkem Zuge sich mächtige Bastbelege um das Leptom entwickeln. Die Tragfähigkeit wurde dabei innerhalb fünf Tagen von 400 g auf 3,5 k gesteigert.

Aus all dem Mitgetheilten geht zur Genüge hervor, dass die mechanische Inanspruchnahme eines Organs die Ausbildung seines mechanischen Systems in hohem Grade begünstigt. Es liegt hier einer der vielen Fälle von zweckmässiger Selbstregulation des Organismus vor, wie sie auch sonst in der Gestaltung des inneren Baues der Pflanze nicht selten zur Geltung kommt.

Für die Ausbildung des mechanischen Systems können aber auch noch andere als mechanische Einflüsse von Bedeutung sein. [19]) Hinsichtlich des Einflusses der Bodenfeuchtigkeit liegen Beobachtungen von Friedr. Haberlandt vor denen zu Folge der günstige Einfluss der Bewässerung auf die Erhöhung der Festigkeit des Bastes von Cannabis sativa nicht zu verkennen ist. Ein 2 mm breites Bastband von einem nicht bewässerten Beete zerriss im Durchschnitt bei einer Belastung von 4,12 kg; ein solches von einer bewässerten Parzelle erst bei 5,48 kg. Allerdings blieb bei diesen Versuchen unentschieden, ob die durch Bewässerung erhöhte Festigkeit der Bastbänder auf eine Vergrösserung ihrer Querschnittsfläche, d. h. auf eine grössere Dicke der Bänder oder auf eine Erhöhung der Festigkeit der Zellwandungen zurückzuführen ist. Andererseits wurde von Kohl festgestellt, dass verschiedene Pflanzen (Mentha aquatica, Thalictrum galioides, Menyanthes trifoliata u. A.) in trockener Luft, also bei stärkerer Transspiration, eine reichlichere Ausbildung von Collenchym und auch von Bastgewebe erfahren, als in feuchter Luft bei verminderter Transpiration. Ob sich auch hierin ein zweckmässiger, selbstregulatorischer Vorgang ausspricht, lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Doch ist darauf hinzuweisen, dass bei krautigen Pflanzen, welche in trockener Luft, an trockenen Standorten wachsen, die Bedeutung des Turgors für die Festigung der Organe eine geringere ist, als sonst, da die Gefahr zeitweiligen Welkens viel näher liegt. Die reichlichere Ausbildung der specifisch mechanischen Zellen wird unter solchen Umständen nur von Vortheil sein.

VI. Das mechanische System der Thallophyten.

Die in fliessendem Wasser lebenden, besonders aber die der Meeresbrandung ausgesetzten Algenarten müssen natürlich zug- und schubfest gebaut sein, um den mechanischen Kräften, die auf sie einwirken, erfolgreich Widerstand leisten zu können. Bei den Fucaceen kommt es nach Wille[20]) sogar zur Differenzirung dickwandiger mechanischer Zellen, die sich durch grosse Dehnbarkeit und Elastizität auszeichnen und hauptsächlich in den Stielen und Mittelrippen des

Laubes auftreten. Ihre Anordnung auf dem Querschnitt ist, der zugfesten Construction entsprechend, eine mehr oder minder centrale.

Bei den Pilzen kommen dickwandige mechanische Hyphen im allgemeinen nur selten vor. Die unterirdischen Mycelstränge der Phalloideen, Lycoperdaceen und einiger Agaricus-Arten besitzen innerhalb einer mehr lockeren, aus dünnwandigen Hyphen bestehenden Rinde einen dickwandigen »Markcylinder« von gallertigem Aussehen, dem offenbar die Aufgabe zukommt, die Zugfestigkeit des Mycelstranges herzustellen. In wie weit er auch andern Aufgaben, speciell der Stoffleitung dient, bleibt dahingestellt. Nach von mir angestellten Versuchen stellt auch der Markstrang der Strauchflechte Usnea barbata (Fig. 66 *A*) eine zugfeste Einrichtung vor. In Bezug auf seine Festigkeits- und Elastizitätsverhältnisse erinnert dieses dickwandige Hyphenbündel weit mehr an Kautschuk, als an Bast- oder Collenchymgewebe. Zunächst ist seine Dehnbarkeit eine enorme. Im frischen, imbibirten Zustande liess sich der Markstrang eines 0,5—1 mm

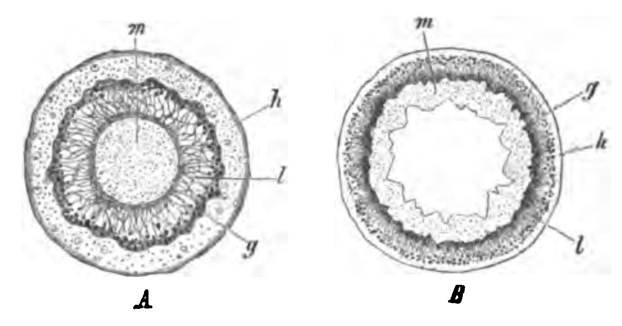


Fig. 66. *A* Querschnitt eines hängenden, zugfest gebauten Astes von Usnea barbata. *B* Querschnitt durch den hohlen, biegungsfest gebauten Fruchtträger von Cladonia filiformis. V. 40. In beiden Figuren bedeutet *h* die Hautschicht, *g* die Gonidienschicht, *l* das lockere Hyphengeflecht des Durchlüftungssystems, *m* das mechanische System.

dicken Zweiges einer hängenden Varietät durchschnittlich um 100—110% seiner ursprünglichen Länge ausdehnen, bevor er riss. Gleichdicke Zweige einer gedrungenen strauchigen Varietät rissen bei einer Verlängerung von 60—70%. Dabei waren die Markstränge beider Varietäten bei einer Ausdehnung von ungefähr 20% noch vollkommen elastisch. Die weitaus geringere Dehnsamkeit des Rinden- und Hautgewebes gab sich bei den Versuchen durch zahlreiche weit klaffende Querrisse zu erkennen. Das Festigkeitsmodul dieser Markstränge beträgt durchschnittlich 1,7 kg pro qmm und stimmt mit dem von Weinzierl bestimmten Festigkeitsmodul der Blattepidermis von Allium porrum (1,5—1,8) ungefähr überein. Als biegungsfeste Construction, doch ohne mechanische Hyphen, ist zweifelsohne der hohlcylindrische Fruchtstiel der Agaricus-Arten und einiger anderer Pilze aufzufassen. Dagegen besitzen die röhrenförmigen Fruchtträger (Podetien) der Cladonien einen scharfbegrenzten Hohlcylinder aus dickwandigen mechanischen Hyphen (Fig. 66, B).

VII. Die Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems.

Das Skelet der Pflanzen kann aus sämmtlichen drei primären Bildungsgeweben der Vegetationsspitze hervorgehen. Es gilt diese Entstehungsweise sowohl für den Bast, wie auch für das Collenchym, so dass zwischen diesen beiden Hauptformen des Stereoms auch eine vollständige entwicklungsgeschichtliche Uebereinstimmung herrscht[21]).

1. Entstehung des Stereoms aus dem Procambium. Die isolirten Bast- und Collenchymbündel gehen, wie ich gezeigt habe, meistens aus gleichfalls isolirten Procambiumsträngen hervor. Dies gilt sowohl für subepidermale

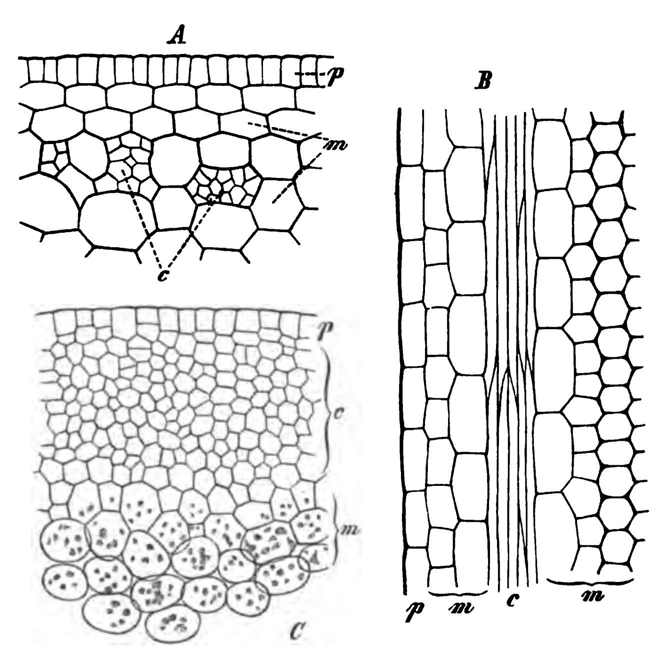


Fig. 67. *A* Theil eines Querschnittes durch ein junges Blatt von Pandanus utilis (Blattoberseite); *c* procambiale Anlagen von kleinen Bastbündeln. *B* Theil eines radialen Längsschnittes durch dasselbe Blatt; *c* Cambiumbündel. V. 400. *C* Theil eines Querschnittes durch das junge Blatt von Asplenium foecundum, *c* cambiale Anlage des subepidermalen Bastgewebes. V. 125.

wie für tiefer liegende Skeletstränge (Bast von Scirpus Holoschoenus, Typha latifolia, Phoenix dactylifera etc., Collenchym von Salvia officinalis, Cucurbita Pepo etc.). Wenn das mechanische System einen Hohlcylinder bildet, welcher keine Beziehungen zu den Mestombündeln zeigt, so ist der entsprechende Procambiumring meist gleichfalls von gesonderter Anlage; als Beispiele nenne ich den peripherischen Bastring in den Rhizomen von Carex-Arten und den subcorticalen Bastring im Stengel von Cucurbita Pepo etc.. Neben dieser isolirten Anlage kommt es aber nicht selten vor, dass, wenn auch das mechanische System im ausgebildeten Zustande selbständige Bündel oder Ringe vorstellt, die Anlage derselben dennoch gemeinschaftlich mit Mestomsträngen erfolgt. Dieser eigenthümliche Entwickelungsvorgang wird am besten durch

einige Beispiele erläutert werden. Bei Juncus glaucus bestehen die grossen Hauptträger, wie bereits oben beschrieben wurde, aus einer subepidermalen Bastrippe als äusserer und einer starken Bastsichel als innerer Gurtung, zwischen welchen von aussen nach innen zunächst Parenchym liegt, dann ein Luftcanal, dann wieder Parenchym, eine localmechanische Bastsichel und schliesslich ein grosser Mestomstrang. Dieser ganze Gewebecomplex geht aus einem einzigen subepidermalen Procambiumbündel hervor, welches tief in das Grundmeristem einspringt und im Querschnitte sanduhrförmig aussieht (Fig. 55 *D*). Während in den inneren und äusseren Partien dieses Bündels die Längstheilungen der Zellen fortdauern, hören sie in der eingeschnürten Mittelpartie bald gänzlich auf, die Zellen werden weiter, theilen sich durch häufige Querwände und werden so allmählich zu Parenchymgewebe. Durch seine Entstehung ist das ursprüngliche Procambiumbündel in zwei einander opponirte Stränge gespalten worden, von welchen sich nun jeder nach seiner Isolirung selbständig weiter entwickelt. Der äussere wird zur subepidermalen Bastrippe, der innere zum Mestombündel mit seinen beiden Bastbelegen. — Die gemeinschaftliche Anlage der einzelnen Trägerbestandtheile wird übrigens schon durch den Bau der Halmspitze nahegelegt. Hier fehlt das Parenchym und der Luftcanal zwischen den Gurtungen meist vollständig, die subepidermale Bastrippe reicht bis zum Mestombündel. Der gemeinschaftliche Procambiumstrang hat sich demnach in der schwächeren Halmspitze nicht gespalten, die Parenchymbildung unterblieb und das ganze Procambiumbündel entwickelte sich zu einem strangförmigen Dauergewebe, zu Bast und zu Mestom (Fig. 55 *C*).

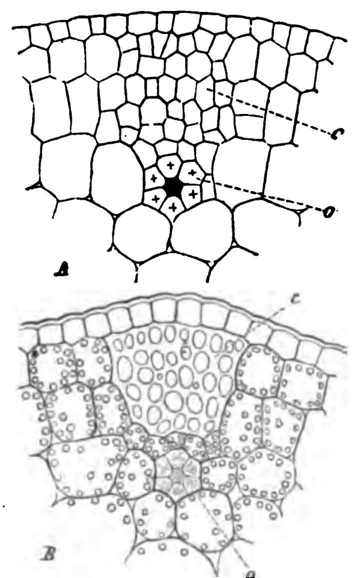


Fig. 68. *A* Gemeinsame Anlage eines subepidermalen Collenchymbündels und eines demselben opponirten Oelganges im Blattstiel von Sium latifolium. *c* Collenchymcambium. *o* junge Secretzellen des Oelganges. *B* Collenchymbündel und Oelgang im ausgebildeten Zustande; *c* Collenchym, *o* Secretzellen des Oelganges; dazwischen das aus einer Zelllage bestehende Chlorophyll-Parenchym.

In ähnlicher Weise erfolgt bei verschiedenen Caryophylleen (Lychnis, Melandryum, Dianthus, Saponaria) die Anlage des Bastringes und der Mestombündel gemeinschaftlich durch einen einzigen Procambiumring. Derselbe spaltet sich später, indem eine mittlere Zone zu Parenchym wird, in einen äusseren Bastcambiumring und in einen inneren Kreis von Bändern und Bündeln aus Mestomcambium.

Eine derartige gemeinschaftliche Anlage und nachträgliche Trennung gilt nach Ambronn's Untersuchungen auch für Collenchym und Mestom und ist sogar in den Familien der Araceen, Umbelliferen und Piperaceen sehr häufig. Eine bemerkenswerthe Thatsache ist es, dass bei den Umbelliferen auch die Oelgänge nicht selten gemeinschaftlich mit dem Collenchym angelegt werden. Im Blattstiele von Sium latifolium treten kleine subepidermale Collenchymbündel auf, welchen nach innen je ein Oelgang opponirt ist (Fig. 68 *B*). Dazwischen

befindet sich Parenchym in der Stärke von ein bis mehreren Zelllagen. Der Oelgang wird im Querschnitt von 5—6 kranzförmig angeordneten Secretzellen umgeben, welche sich durch Inhalt und Kleinheit von den umgebenden Parenchymzellen scharf unterscheiden. In den frühesten Entwickelungsstadien ist ein einziges Procambiumbündel vorhanden, in welchem sich an der Innengrenze vor Allem der Oelgang differenzirt. Sein Secretions-Epithel ist bereits deutlich erkennbar, bevor noch im Collenchymcambium die geringste Verdickung der Zellwandungen bemerkbar ist (Fig. 68 *A*). Zwischen Oelgang und Collenchymcambium wird gewöhnlich eine Zelllage zu Parenchym und damit ist die Trennung des Collenchyms vom Oelgang durchgeführt. —

Wenn die mechanischen Gewebestränge, wie dies so häufig vorkommt, mit den Gefässbündeln vereintläufig sind, und mit diesen »Fibrovasalstränge« bilden, dann ist die Anlage derselben fast ausnahmslos eine gemeinschaftliche. Es wird ein durchweg gleichartiges Procambiumbündel, beziehungsweise ein Procambiumring gebildet, aus welchem sich die Elemente des mechanischen und des stoffleitenden Systems den Bedürfnissen der Pflanze entsprechend herausmodelliren. Häufig kommt es vor, dass in jenen Partien des Procambiums, aus welchen Gefässbündel werden sollen, die Längstheilungen noch länger fortdauern; so verhält es sich z. B. im Blüthenschafte von Primula sinensis, wo aus dem »primären« Procambiumring ein Bastring wird, während die demselben innenseitig angelegten Mestombündel aus gewissermaassen secundären Procambiumbündeln entstehen (Fig. 69).

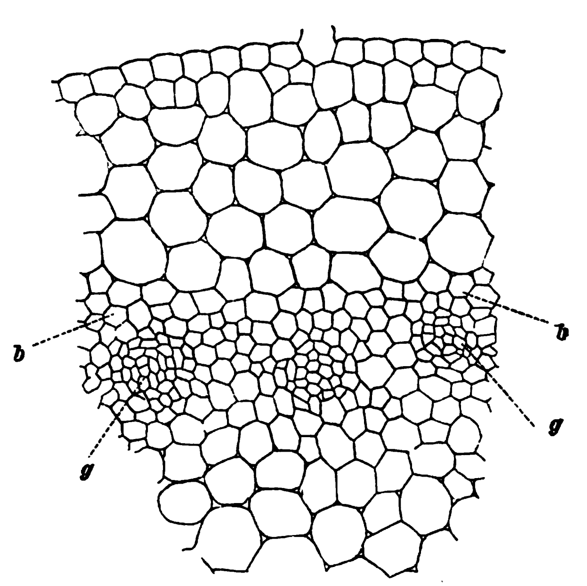


Fig. 69. Entstehung des Bastringes und der an seine Innenseite sich anlehnenden Gefässbündel im Blüthenschafte von Primula sinensis; *b* Bastcambium, *g* Gefässbündelanlagen (Mestomcambiumstränge).

Schliesslich wäre hier noch auf einen wichtigen Unterschied aufmerksam zu machen, welcher zwischen Stereom und Mestom in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht besteht. Während das Bastcambium auf seinem ganzen Querschnitte gleichzeitig oder doch nahezu gleichzeitig zu Dauergewebe wird, beginnt die Ausbildung des Mestomcambiums gewöhnlich an zwei oder mehreren bestimmten Punkten des Querschnittes und schreitet von hier aus allmählich weiter fort. Das erstere entwickelt sich s i m u l t a n, das letztere s u c c e d a n zu Dauergewebe.

2. Entstehung des Stereoms aus dem Protoderm. Wie wir bereits in einem früheren Capitel gesehen haben, führt die peripherische Lagerung des mechanischen Systems in biegungsfesten Organen sehr häufig zu einem unmittelbaren Contact des Bastes oder Collenchymgewebes mit der Epidermis. Es kann nicht überraschen, dass diese so nahen räumlichen Beziehungen auf die Ausbildung der Epidermis nicht ohne Einfluss bleiben. In den verschiedensten Abstufungen wird die Oberhaut zu einer Verstärkung des subepidermalen Bastes oder Collenchyms herangezogen und am Ende dieser Stufenreihe sehen wir die Epidermis ihren anatomischen Charakter als Hautgewebe aufgeben und vollständig zu mechanischem Gewebe werden. Allein auch ohne das Vorhandensein solcher räumlichen Beziehungen zwischen Haut- und Skeletsystem ergiebt sich häufig schon aus der blossen Herrschaft des mechanischen Princips eine

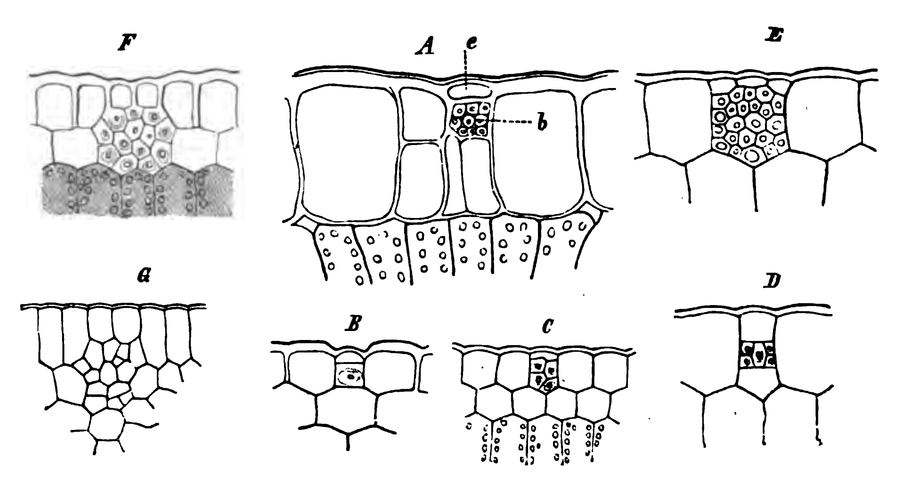


Fig. 70. Protodermale Bastbündel im Querschnitt. *A* Cyperus glaber; Laubblattoberseite; *b* Bastbündel, *e* secundäre Epidermiszelle. *B* Cyperus glomeratus. Protodermale Bastzelle von der Unterseite eines schwachen Hochblattes; darüber die secundäre Epidermiszelle. *C—G* Papyrus antiquorum; *C* Bastbündel der Hochblattunterseite. *D* Hochblattoberseite; das Bastbündel ist aus einem herausgeschnittenen Mittelstücke der schmalen Protodermzelle entstanden. *E* Hochblattoberseite; fast die ganze Protodermzelle ist zu Bast geworden; derselbe wird blos von 3 niederen secundären Epidermiszellen bedeckt. *F* peripherisches Bastbündel aus dem Schafte, welches in seiner oberen Querschnittshälfte protodermalen, in seiner unteren Hälfte grundmeristematischen Ursprungs ist. *G* ein solches Bündel im procambialen Stadium.

Verwendung der Epidermis zu mechanischen Zwecken. Denn je peripherischer eine Zellschicht in biegungsfesten Organen gelegen ist, desto mehr verlohnt es sich für die Pflanze, ihre Metamorphose in mechanisches Gewebe anzustreben. Vorausgesetzt natürlich, dass nicht noch schwerer wiegende physiologische Momente dagegen sprechen. Von diesem Gesichtspunkte aus hat man z. B. die collenchymatische Verdickung der Epidermiszellwandungen in den Blättern vieler Liliaceen, namentlich der Allium-Arten, aufzufassen, ferner die sklerotische Verdickung und Verholzung der Epidermiszellen an den nicht grünen Hochblättern von Papyrus antiquorum und an den Spelzen verschiedener Cyperus-Arten. Derartige Vorkommnisse liessen sich noch viele aufzählen.

Die Metamorphose der Epidermis in typische Stereiden, von welcher bereits vorhin die Rede war, hat man sich selbstverständlich nur in dem Sinne

vorzustellen, das jenes Bildungsgewebe, welches bei den Vorfahren der betreffenden Species ausschliesslich zur Bildung der Epidermis verwendet wurde, nunmehr an den betreffenden Stellen statt Oberhautzellen typische Bastfasern bildet. Dieses Bildungsgewebe ist das Protoderm. Seine Zellen können sich nach meinen Untersuchungen entweder ohne vorherige Tangentialtheilungen zu Bastzellen entwickeln, in welchem Falle der betreffende Baststrang oder Bastring unmittelbar bis zur Oberfläche des Organs vorrückt (wie z. B. in den Halmen verschiedener Bromus- und Melica-Arten, sowie auch anderer Gräser), oder es werden nach vorausgegangenen Tangentialtheilungen blos die inneren Tochterzellen des Protoderms zu Bastgewebe, die äusseren dagegen zu secundären Epidermiszellen. Auf diese Weise kommt es in den Blättern verschiedener Cyperaceen, namentlich der Cyperus-Arten (C. vegetus, longus, glaber, glomeratus etc.) zur Bildung vollständiger kleiner Procambiumstränge, welche im Protoderm verlaufen und zu normalen Baststrängen werden. An der Bildung dieser protodermalen Procambiumbündel betheiligt sich (im Querschnitt betrachtet) entweder blos eine einzige Zelle, beziehungsweise Zellreihe, oder es vereinigen sich mehrere benachbarte Zellen zu diesem Zwecke. Auf nähere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden; ich verweise in dieser Hinsicht auf die Abbildungen (Fig. 70 *A—E*) und auf meine »Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems«. Von Interesse ist es, dass bei manchen Pflanzen, z. B. im Schafte von Papyrus antiquorum, die peripherischen Bastbündel an der

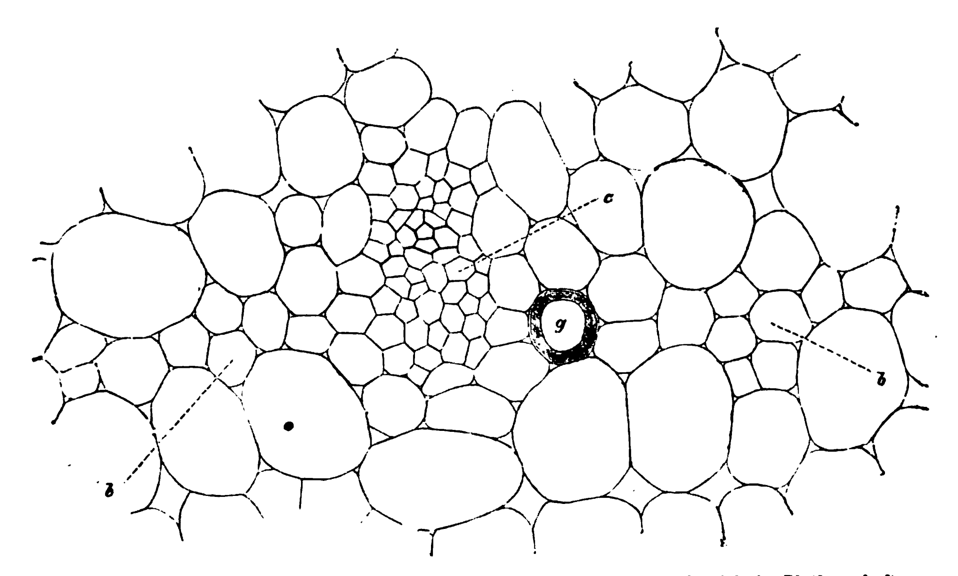


Fig. 71. Entstehung des Bastringes und eines denselben unterbrechenden Gefässbündels im Blüthenschafte von Hyacinthus orientalis; *b* grundmeristematische Anlage des Bastringes; *c* Mestomcambium; *g* erstes Gefäss.

Grenze zwischen Protoderm und Grundmeristem entstehen, so dass sich beide Bildungsgewebe an der Anlage eines Procambiumbündels betheiligen (Fig. 70 *F* und *G*).

Wie der Bast kann auch das Collenchym aus tangential ungetheilten Proto-

dermzellen hervorgehen, wie z. B. im Blüthenschafte von Allium ursinum; durch wiederholte Tangentialtheilung des Protoderms wird der äussere Theil des subepidermalen Collenchymringes von Peperomia latifolia angelegt.

Protodermalen Ursprungs sind endlich auch die Sklerenchymschichten mancher Frucht- und Samenschalen, z. B. bei den Leguminosen.

3. Entstehung des Stereoms aus dem Grundmeristem. Bei verschiedenen Monocotylen, namentlich bei den Liliaceen, gehen die Bastringe aus dem Grundmeristem hervor (Fig. 71); die Zellen dieses Bildungsgewebes theilen sich zunächst mehrfach und bilden ein secundäres Meristem, welches sowohl wegen der Grösse seiner Zellen, als auch namentlich wegen seiner reichlichen Intercellularräume und der häufig fehlenden Zuspitzung seiner Elemente nicht als Procambium betrachtet werden kann.

Noch häufiger geht das Collenchym aus dem Grundmeristem hervor, wobei es gewöhnlich gleichfalls vorerst zur Bildung von secundären Meristemen kommt.

Anmerkungen.

1) Mit dem Worte »Bast« haben die Pflanzenanatomen bis auf den heutigen Tag sehr verschiedene Dinge bezeichnet. Wie schon im Texte erwähnt wurde, bedeutete der Ausdruck Bast ursprünglich die mechanischen Fasern in der Rinde des Dicotylenstammes, also eine bestimmte Gewebeart. So heisst es z. B. bei Kurt Sprengel (Von dem Bau und der Natur der Gewächse, Halle 1812, p. 423): »Der Bast ist die unter der grünen Rinde befindliche, mehrentheils weissliche Schicht, die sich durch einen scheinbar faserigen Bau und durch grosse Dehnbarkeit, Zähigkeit und Dauerhaftigkeit auszeichnet«.

Die Weiterentwickelung des Begriffes erfolgte nach zwei divergirenden Richtungen. Eine Anzahl namhafter Forscher, wie Link, Kieser, Meyen, hielt an der Auffassung des Bastes als einer bestimmten Gewebeart fest; auf Grund ihrer erweiterten anatomischen Kenntnisse gelangten diese Botaniker zu der Ueberzeugung, dass das Vorkommen des »Bastes« nicht blos auf die Rinde des Dicotylenstammes beschränkt ist, sondern dass ganz das gleiche und deshalb auch gleich zu benennende Gewebe in verschiedener Anordnung auch in den Stengeln der Monocotylen vorkommt. In diesem Sinne bespricht z. B. Meyen in seiner Phytotomie (Berlin 1830) die Abbildung eines Längsschnittes aus dem Blatte von Scirpus lacustris mit folgenden Worten: »Daselbst sind grössere Holzbündel, die im Inneren liegen, kleinere, die mehr nach der Epidermis zu gelagert sind; überall finden sich dazwischen Bastbündel, auch dicht unter der Epidermis. . . .« Es ist demnach nicht richtig, wenn Strasburger in seinem Werke über die Leitungsbahnen (Vorwort p. IX) sagt, dass »von jeher die Bezeichnung Bastfasern an die Vorstellung einer bestimmten morphologischen Werthigkeit geknüpft war und somit auch für diese erhalten bleiben muss.« Auch ist es durchaus keine Neuerung, wenn Schwendener und seine Schüler die specifisch mechanischen Fasern als »Bast« bezeichnen. Schwendener gab blos eine ungleich präcisere Definition des Begriffes, als sie die oben genannten Forscher aufzustellen vermochten, und diese Präcision wurde vor Allem durch Aufstellung des physiologischen Gesichtspunktes ermöglicht.

Die Entwickelung des Begriffes »Bast« schlug aber noch eine zweite Richtung ein. Dieselbe wird durch einen logischen Sprung gekennzeichnet, indem man den Ausdruck Bast von einer bestimmten Gewebeart auf eine bestimmte Geweberegion übertrug. Mit diesem Namen bezeichnete man nunmehr die ausserhalb des Verdickungsringes des Dicotylen-



stammes befindliche Zuwachszone (mit Einschluss der Markstrahlen), in welcher Bast als Gewebeart zwar häufig aber nicht immer vorkommt. Man unterschied demnach zwischen Hartbast und Weichbast und fasste unter den letzteren Begriff die Parenchymzellen, Siebröhren und Cambiformzellen des Bastes (als Geweberegion) zusammen. Vom secundären Zuwachs des Dicotylen- und Gymnospermenstammes ausgehend bezeichnete man später auch die gleichartigen Geweberegionen der primären Gefässbündel als »Bast« oder »Phloëm«, und zwar bei den Dicotylen sowohl, wie bei den Monocotylen. So ist aus dem ursprünglich rein histologischen Begriff ein rein topographischer geworden.

Welche dieser beiden Entwickelungsweisen des Begriffes »Bast« den Stempel grösserer Consequenz und Klarheit trägt, braucht wohl nicht näher anseinander gesetzt zu werden.

2) Ueber die Morphologie der Bastzellen vgl.: Schwendener, das mechanische Princip, 1874 p. 3 ff. de Bary, Vgl. Anatomie 1877 p. 136 ff. Wiesner, Mikroskopische Untersuchungen etc. p. 24 ff.; derselbe, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, Leipzig 1873 Abschn. 11. v. Höhnel, Ueber pflanzliche Faserstoffe, Wien 1884; derselbe, Mikroskopie der technisch verwendeten Faserstoffe, Wien 1887, Krabbe, Pringsheims Jahrb. f. w. Bot. XVIII. Bd. p. 380 ff.

Die von Höhnel (Pringsheims Jahrb., Bd. XV. p. 311) beschriebenen Verschiebungen und Knickungen der Bastzellen wurden von Schwendener (Berichte der d. bot. Ges. XII. Jahrg. p. 239 ff) als Kunstprodukte nachgewiesen, die erst beim Präpariren entstehen.

3) Vgl. C. v. Nägeli, Theorie der Gährung, München 1879 p. 126.

4) Ueber das Collenchym vgl.: Schwendener, Mech. Princip p. 3 ff. de Bary, Vgl. Anatomie p. 126 ff. H. Ambronn, Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XII 1881. E. Giltay, Sur le collenchyme, Archives Néerlandaises, T. XVII 1883. C. van Wisselingh, Contribution à la connaissance du collenchyme, ebenda T. XVII 1883. Carl Müller, Ein Beitrag zur Kenntniss der Formen des Collenchyms, Berichte der d. bot. Gesellsch. Bd. VIII 1890 p. 150 ff. Jonas Cohn, Beiträge zur Physiologie des Collenchyms, Pringsheims Jahrbücher, Bd. XXIV. p. 145 ff.

Die Behauptung Bokorny's, dass das Collenchym ein wasserleitendes Gewebe sei, so wie die Ansicht C. Müller's, welcher das Collenchym in erster Linie als ein wasserspeicherndes Gewebe bezeichnet, sind bereits von Strasburger (Leitungsbahnen p. 557 ff.) u. J. Cohn widerlegt worden. Ich habe daher keine Veranlassung gehabt, im Texte darauf näher einzugehen.

5) Obwohl es zwischen Sklerenchymzellen und Bastzellen mancherlei Uebergänge giebt, so sind dieselben doch lange nicht so häufig, um die Zusammenfassung dieser beiden so verschiedenartigen Zellformen unter den gemeinsamen Begriff des Sklerenchyms zu rechtfertigen. Thut man dies (gleich Sachs, de Bary u. A.), so bleibt als einziges Kriterium eines Sklerenchymelementes seine Dickwandigkeit übrig, ein Merkmal, welches für sich allein um so vager ist, als die Dickwandigkeit nicht einmal immer in erster Linie eine mechanische Bedeutung hat. Abgesehen von dem Merkmale der Dickwandigkeit sind aber die morphologischen und physikalischen Eigenschaften der typischen Bastzellen von jenen der typischen Sklerenchymzellen so sehr verschieden, dass nichts näher liegt, als ihre begriffliche Trennung. Dieselbe Ansicht vertritt auch Wiesner in seinen »Elementen der Anatomie und Physiologie der Pflanzen«, Wien 1881, p. 262: »Die exceptionelle Zugfestigkeit und das hohe Tragvermögen, die Biegsamkeit, Farblosigkeit, die ganz auffallend geringe chemische Metamorphose der Membranen der Bastzellen — sie zeigen ja zumeist direct die Cellulosereaction; — all dies unterscheidet die Bastzellen auf das Augenfälligste von den harten, starren, verholzten, sich alsbald bräunenden Sklerenchymzellen.«

Ueber das Sklerenchym vgl.: de Bary, Vgl. Anatomie p. 133 ff. A. Tschirch, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen, Pringsheims Jahrb. f. w. Bot. Bd. XVI. p. 303 ff., derselbe, Angewandte Pflanzenanatomie, Wien u. Leipzig 1889 p. 300 ff. H. Potonié, Kosmos VIII. Bd. p. 33 ff. G. Haberlandt, Ueber die Entwickelungsgeschichte und den Bau der Samenschale bei der Gattung Phaseolus, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 75. Bd. I. Abth. 1877.

Strasburger (Leitungsbahnen p. 77) spricht den Sklerenchymzellen in der Rinde der Lärche, Fichte und Edeltanne und im Fruchtfleisch der Birne jede mechanische Bedeutung ab und glaubt annehmen zu sollen, dass die Lebensvorgänge, die sich in den stärkeleitenden Zellen ab-

spielen, nothwendig auch zur Bildung und Ablagerung von Cellulose führen müssen«, die dann in den sich verdickenden Wänden der Sklerenchymzellen als Nebenprodukt abgelagert wird. Dass die Pflanze ein Kohlehydrat, also einen plastischen Baustoff, als nutzloses Nebenprodukt ablagern soll, ist aber von vornherein ebenso unwahrscheinlich, als die Vermuthung, dass bei der Leitung der Kohlehydrate Cellulose-Bildung und -Ablagerung stattfinden müsse.

6) S. Schwendener, Mechanisches Princip, p. 9—16. Vgl. ferner: Th. v. Weinzierl, Beiträge zur Kenntniss von der Festigkeit und Elasticität vegetabilischer Gewebe und Organe, Sitzungsber. der Wiener Akademie LXXVI. Bd. 1. Abth. 1877; Fr. Haberlandt, Versuche über die Tragfähigkeit und Elasticität der Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen, Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik, herausgeg. von Wollny, I. Bd. 5. Heft; G. Firtsch, Ueber einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von Polytrichum juniperinum, Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, I. Bd. 2. Heft 1883. Sonntag, Landwirthsch. Jahrbücher, Bd. 21, 1892, Schwendener, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. XII. Jahrg. 1894 p. 239.

7) Die mechanischen Bauprincipien, welche die Anordnung des Stereoms beherrschen, sind von Schwendener in seinem schon wiederholt citirten Werke aufgedeckt worden. Die von A. Detlefsen in seiner Abhandlung »Ueber die Biegungselastizität von Pflanzentheilen«, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, Bd. III, dagegen erhobenen Einwürfe hat Schwendener in seiner Abhandlung »Zur Lehre von der Festigkeit der Gewächse«, Sitzungsberichte der Berliner Akademie Bd. XLVI 1884, widerlegt.

8) H. Potonié, Das mechanische Gewebesystem der Pflanzen, Kosmos, VI. Jahrg. 1882, p. 181 ff.

9) E. Stahl, Regenfall und Blattgestalt, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XI, 1893, p. 172.

10) G. Worgitzky, Vergleichende Anatomie der Ranken, Flora, 70. Jahrg. 1887, Nr. 1—6.

11) G. Karsten, Ueber die Mangrove-Vegetation im Malayischen Archipel, Bibliotheca botanica, Heft 22, 1891, p. 47.

12) M. Westermaier, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems, Monatsberichte d. k. Akad. d. Wissensch. in Berlin 1881, p. 67 ff.

13) Vergl. Westermaier und Ambronn, Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen, Flora 1881.

14) E. Warming, Tropische Fragmente, II. Rhizophora Mangle L., Engler's botanische Jahrbücher IV. Bd. 5. Heft, 1883.

15) Im Anschluss an meine bereits in der I. Auflage mitgetheilten Beobachtungen über die Festigung des Blattrandes hat R. Hintz in einer grösseren Abhandlung »Ueber den mechanischen Bau des Blattrandes mit Berücksichtigung einiger Anpassungserscheinungen zur Verminderung der localen Verdunstung« (Nova acta der k. Leop. Car. Akademie Bd. 54, 1889) zahlreiche neue Beispiele besprochen. Vergl. auch C. Lippitsch, Ueber das Einreissen der Laubblätter der Musaceen und einiger verwandter Pflanzen, Oesterr. bot. Ztschrift, Jahrg. 1889 Nr. 6 und 7.

16) Von Sachs (Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. p. 57) werden als Schutzeinrichtungen gegen das Einreissen vor Allem die bogenförmigen Randverbindungen der Seitenrippen angesprochen, welche bei grösseren und zarten Blättern oft mehrere Etagen bilden. »Der Blattrand ist dann vergleichbar einem aus zwei oder drei Bogenetagen aufgebauten Eisenbahnviaduct, eine Vergleichung, die (nach der Ansicht von Sachs) keineswegs eine blos äusserliche oder formale ist, sondern die Sache selbst vollständig bezeichnet; denn die eben beschriebene, mechanische Einrichtung der Nervatur hat einen ähnlichen mechanischen Sinn, wie die Bogenpfeiler einer Brücke.« Dagegen ist nun zu bemerken, dass diese von Sachs angeführte Vergleichung allerdings blos eine äusserliche ist. Denn der Eisenbahnviaduct wird von dem darüber fahrenden Zuge von oben her auf Gewölbefestigkeit beansprucht, wogegen das Blatt vom Winde senkrecht zur Ebene, in der die Bögen liegen, auf Schubfestigkeit in Anspruch genommen wird. Der Blattrand müsste daher ebenfalls von der schmalen Kante her gedrückt werden, damit seine Constructionsbedingungen denjenigen eines Eisenbahnviaductes ähnlich wären. Eine derartige Beanspruchung des Blattrandes findet aber niemals statt.



17) C. Müller, Ueber den Bau der Commissuren der Equisetenscheiden, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. Bd. XIX, p. 497 ff.

18) Th. A. Knight, Sechs pflanzenphysiol. Abhandlungen. Uebersetzt und herausgegeben von H. Ambronn, Ostwald's Classiker der exakten Wissenschaften Nr. 62, Leipzig 1895, p. 29, 30. M. Treub, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. III. W. Pfeffer, Ueber den Einfluss von Zugkräften auf die Festigkeit und die Ausbildung mechanischer Gewebe in Pflanzen, Bericht der Sächs. Akad. d. Wissensch. Jahrg. 1891 p. 688 ff.

19) Fr. Haberlandt, Versuche über die Tragfähigkeit und Elastizität der Bastbänder gerösteter Hanfpflanzen, Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik, herausgeg. von Wollny I. Bd. V ff.

G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, Braunschweig, 1886, p. 90 ff.

20) N. Wille, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi, K. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 21. Nr. 12, 1885.

21) G. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen, Leipzig 1879; H. Ambronn, Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchym's, Pringsheim's Jahrbücher f. w. Bot. Bd. XII, 1881.

Fünfter Abschnitt.

Das Absorptionssystem.

I. Allgemeines.

Alle Stoffe, welche die Pflanze von aussen aufnimmt, müssen sich im flüssigen oder gelösten Zustande befinden, um absorptionsfähig zu sein. Allerdings kann die Pflanze durch ausgeschiedene Säuren und Fermente auch feste Körper absorptionsfähig machen; bei der Keimung endospermhaltiger Samen oder dem »Verdauungsprocesse« der insectenfressenden Pflanzen kommen derartige Vorgänge in sehr ausgesprochener Weise zur Geltung. Allein in solchen Fällen handelt es sich immer nur um Vorgänge, welche sich ausserhalb der Pflanze vollziehen und die Stoffaufnahme blos vorbereiten. Denn in das Innere einer lebenden Pflanzenzelle kann ein fremder Körper, wenn wir von den Befruchtungsvorgängen und der Nahrungsaufnahme der Myxomyceten absehen, blos auf diosmotischem Wege gelangen.

Unter den von der Pflanze aufgenommenen Stoffen spielt das Wasser eine besondere, eigenartige Rolle. Verhältnissmässig gering ist die Wassermenge, welche die für den Aufbau der organischen Substanzen nothwendigen Elemente Wasserstoff und Sauerstoff liefert, die also die Bedeutung eines Nährstoffes besitzt. Grösser ist schon jenes Wasserquantum, welches als »Vegetationswasser« die Imbibitionsflüssigkeit des Protoplasmas, der Zellwände, Stärkekörner etc. bildet und den Hauptbestandtheil des Zellsaftes ausmacht. Weitaus am grössten ist jedoch die Wassermenge, welche von transpirirenden Landpflanzen zur Deckung der Transpirationsverluste absorbirt wird.

Alle übrigen Stoffe, welche die Pflanze unter normalen Verhältnissen aufnimmt, haben für dieselbe hinsichtlich ihres Nährwerthes entweder die Bedeutung von nothwendigen Nährstoffen, oder sie sind für das Leben des Organismus belanglos und gelangten blos deshalb in die Pflanze, weil dieselbe trotz des Wahlvermögens, das sie besitzt, nicht im Stande ist, den für ihre Ernährung unnöthigen Stoffen die Aufnahme zu verwehren.

Betrachten wir zunächst die im Wasser lebenden grünen Pflanzen, z. B. die ein- und mehrzelligen Algen. Das umgebende Medium stellt eine genügend concentrirte Nährlösung vor, welcher kein nothwendiger Nährstoff fehlt, und die Pflanze kann deshalb mit ihrer gesammten Oberfläche Nahrung aufnehmen. Ein besonderes Absorptionsgewebe ist unter solchen Umständen meist über-

flüssig und wenn wir an verschiedenen Algen wurzelähnliche Organe ausgebildet sehen, so sind dieselben wohl niemals mit den Wurzeln der Landpflanzen auf gleiche Stufe zu stellen; sie dienen vielmehr ausschliesslich als Haftorgane und spielen demnach blos eine mechanische Rolle.

Wesentlich anders gestalten sich die Verhältnisse für die grünen Landpflanzen. Dieselben beziehen Wasser und Nahrung theils aus der Luft, die sie umspült, theils aus dem Erdreich, in dem sie wurzeln. Die Atmosphäre liefert ihnen in der Regel blos einen einzigen, aber sehr wichtigen Nährstoff, die Kohlensäure, welche in den grünen Zellen unter dem Einflusse des Lichtes zersetzt wird und deren Kohlenstoff dem Assimilationsprocesse anheimfällt. Hinsichtlich der Aufnahme dieses einzelnen Nährstoffes wiederholt sich dasselbe Verhältniss, welches wir schon bei Besprechung der submersen Pflanzen kennen lernten: die ganze Oberfläche der assimilirenden Organe absorbirt Kohlensäure, wie dies bei den Blättern der Laubmoose der Fall ist; und wenn die äussere Oberfläche hierzu nicht ausreicht oder nicht geeignet ist, so wird durch Ausbildung eines Durchlüftungssystems die nothwendige Oberflächenvergrösserung im Innern der Pflanze bewerkstelligt. Die Aufnahme der Kohlensäure fällt also unter den allgemeinen Gesichtspunkt des Gaswechsels, gleichwie die Absorption des Sauerstoffs, welcher beim Athmungsprocesse verbraucht wird. Ein besonderes Absorptionsgewebe für Kohlensäure, von welchem dieselbe in gelöstem Zustande zu den Orten ihrer Verwerthung geleitet würde, ist nicht bekannt. —

Aus dem Erdboden beziehen die grünen Landpflanzen vor Allem das Wasser und mit demselben die Nährsalze; sie besitzen zu diesem Behufe nicht nur ein bestimmtes Organsystem, die Wurzeln, sondern an denselben auch ein speciell zum Zwecke der Stoffaufnahme ausgebildetes Gewebesystem, welches die »Epidermis« im rein topographischen oder entwickelungsgeschichtlichen Sinne vorstellt.

Abweichungen von diesen typischen Verhältnissen der grünen Landpflanzen kommen nicht selten vor und beruhen zumeist auf der speciellen Lebensweise, auf den Eigenthümlichkeiten von Klima und Standort, an welche sich die betreffenden Pflanzen angepasst haben. Die häufigste dieser Abweichungen besteht in der Fähigkeit, mittelst oberirdischer Organe, speciell der Laubblätter, Wasser aufzunehmen. Schon bei den Moosen spielt diese Art der Wasseraufnahme eine bedeutende Rolle; doch auch bei Phanerogamen ist sie sehr verbreitet. Allerdings muss man dabei zwei Abstufungen unterscheiden. Bei vielen Pflanzen vermögen die welken Blätter Wasser aufzunehmen, weil eben die Epidermis-Aussenwände trotz ihrer Cutinisirung für Wasser nicht vollkommen impermeabel sind. In diesen Fällen kann es sich blos um eine mehr nebensächliche Erscheinung handeln, aus welcher die Pflanze wohl hin und wieder Vortheil zieht, auf die sie aber bei der Einrichtung ihres normalen Haushaltes keine Rücksicht nimmt. Bei manchen Epiphyten dagegen, speciell den Bromeliaceen, ferner bei Wüsten- und Steppenpflanzen, hängt die ganze Existenz der Pflanze von der Fähigkeit ab, das bei Regen- und Thaufall dargebotene Wasser schon mittelst der Laubblätter aufzunehmen. Dann werden aber auch eigene Saugapparate ausgebildet, welche nicht selten einen sehr complicirten und zweckmässigen Bau zeigen.

Bei den epiphytischen Orchideen und Aroideen sind es die Luftwurzeln, welche in der sogenannten Wurzelhülle ein zur Aufsaugung von Thau- und Regenwasser und wohl auch zur Condensation des Wasserdampfes bestimmtes Absorptionsgewebe besitzen.

Wenden wir uns jetzt den nichtgrünen Pflanzen zu, vor Allem den Pilzen. In Folge ihres Chlorophyllmangels sind dieselben auf organische Nahrung angewiesen und leben demnach als Saprophyten oder Parasiten. Im einfachsten Falle wird auch hier die Stoffabsorption mittelst der ganzen Oberfläche des Pflanzenkörpers bewerkstelligt; hierher gehören z. B. die Hefe- und Spaltpilze. Sobald aber eine höhere Entwickelungsstufe erreicht wird, tritt Arbeitstheilung ein und die zu Fortpflanzungszwecken dienenden Organe sondern sich von den rein vegetativen Theilen. Nur diese fungiren als Aufnahmsorgane und lösen sich in den Fällen vollkommenster Anpassung gänzlich in Absorptionsgewebe auf. Das Faden-Mycel so vieler Pilze ist seiner Hauptfunction nach ein solches Absorptionsgewebe, und auch bei einigen phanerogamen Schmarotzern reducirt sich der ganze vegetative Theil der Pflanze auf dieses Gewebesystem.

Eine besondere Stellung zwischen den grünen und nichtgrünen Pflanzen nehmen die Embryonen und Keimpflänzchen der ersteren ein, so lange sie von den plastischen Baustoffen zehren, welche die Mutterpflanze für sie producirt hat. In Fällen vollkommenerer Anpassung kommt es auch hier vor, dass die Nährstoffaufnahme einem bestimmten Organe des Keimlings übertragen ist, welches zu diesem Zwecke mit einem specifischen Absorptionsgewebe ausgerüstet erscheint.

Aus der vorstehenden allgemeinen Uebersicht geht schon deutlich hervor, wie sehr in der Ausbildung des Absorptionssystems sich einestheils die allgemeinen Ernährungsverhältnisse wiederspiegeln, und anderntheils auch die specielle Lebensweise, die Standortsverhältnisse zum Ausdrucke kommen.

Wir können jetzt auch bereits die allgemeinen Merkmale des Absorptionssystems charakterisiren. Der anatomische Bau desselben wird vor Allem von dem Principe der Oberflächenvergrösserung beherrscht sein, denn die Grösse der Oberfläche steht ceteris paribus zu der Menge der auf osmotischem Wege aufgenommenen Nährstoffe in geradem Verhältnisse. Was ihre Anordnung betrifft, so müssen die Absorptionsgewebe natürlich peripher gelagert sein und aus oberflächlichen Zelllagen bestehen. Dazu kommt als drittes Merkmal die Zartwandigkeit ihrer Elemente, welche die Aufnahme der Nährstoffe erleichtert. Locale, aussteifende Membranverdickungen sind damit natürlich nicht ausgeschlossen. Als ein rein physiologisches Kennzeichen lebender Absorptionsgewebe, welches aber sehr bezeichnend und wichtig ist, muss schliesslich die Fähigkeit zur Bildung und Ausscheidung von Säuren oder Enzymen angesprochen werden, durch welche die Lösung der zu absorbirenden Nährstoffe beschleunigt oder überhaupt erst ermöglicht wird.

II. Die Absorption der anorganischen Stoffe.

A. Das Absorptionsgewebe der Bodenwurzeln.

Die im Erdreich sich ausbreitenden Wurzeln der grünen Landpflanzen, welchen sich auch manche Stammorgane gleicher Function anschliessen, ferner die Wurzeln der Wassergewächse und als ganz vereinzeltes Vorkommniss auch das Wasserblatt von Salvinia — alle diese Organe sind mit einem im wesentlichen gleichartigen Absorptionsgewebe ausgerüstet, welches die Aufnahme des Wassers und der in ihm gelösten Nährsalze zu besorgen hat. Bei der Schilderung dieses Absorptionsgewebes wollen wir stets von den Bodenwurzeln ausgehen.

Das im Erdreich sich verästelnde Wurzelsystem nimmt nicht mit seiner ganzen Oberfläche Stoffe auf. Die Untersuchung lehrt vielmehr, dass blos die jüngsten Seitenwurzeln mit einem functionirenden Absorptionsgewebe versehen sind, und selbst hier beschränkt sich das Vorkommen dieses Gewebes auf eine mehr oder minder lange Zone, welche hinter der wachsenden Wurzelspitze beginnt und gegen die älteren Wurzelpartien zu endigt, d. h. abstirbt und abgestossen wird. Wenn das Absorptionsgewebe in seiner häufigsten Ausbildung, mit »Wurzelhaaren« versehen, auftritt, so lässt sich sein beschränktes Vorkommen durch einen sehr einfachen Versuch demonstriren. Man braucht blos die Pflanze mit ihren Wurzeln vorsichtig aus der Erde zu heben und die anhaftenden Bodentheilchen durch Schütteln und Abspülen zu entfernen. Letzteres gelingt nur an den Wurzelspitzen, welche glatt und weiss erscheinen, so wie an gebräunten älteren Partien. Die durch das Vorhandensein des Absorptionsgewebes ausgezeichneten Zonen dagegen halten die mit den Wurzelhaaren verwachsenen Bodenpartikelchen fest und sind so von höschenartigen Erdhüllen umkleidet.

Das Absorptionsgewebe besteht aus einer einzigen oberflächlichen Zelllage; es stellt die Epidermis der Wurzel im rein morphologischen Sinne vor. Seine Zellen sind parallel zur Wurzelachse gestreckt, meist plasmareich und zartwandig. Letzteres gilt natürlich auch für die Aussenwandungen, welche die absorbirende Oberfläche vorstellen. Je nach der Flächenentwickelung dieser Aussenwände lassen sich zwei Ausbildungsstufen des Absorptionsgewebes unterscheiden. Auf der ersten Stufe genügt der Pflanze die durch zahlreiche Wurzeln bedingte Oberflächenentfaltung; die Aussenwände der Absorptionszellen sind eben, oder nur schwach gewölbt und die absorbirenden Wurzelpartien demnach von glatter Beschaffenheit. Auf der zweiten Stufe dagegen müssen auch noch die Aussenwände zur Oberflächenvergrösserung beitragen; sie zeigen die als »Wurzelhaare« bekannten Aussstülpungen; dieses ist das typische Absorptionsgewebe der Wurzeln.

Der Typus des haarlosen Absorptionsgewebes wird für die Pflanze ausreichend sein, wenn die Aufnahme von Wasser und Nährsalzen unter so günstigen Bedingungen vor sich geht, dass eine Vergrösserung der absorbirenden Oberfläche durch Wurzelhaare überflüssig wird. Dies ist der Fall bei Sumpf- und Wasserpflanzen; so sind z. B. die Wurzeln von Butomus umbellatus, Caltha

palustris, Hippuris vulgaris, Lemna minor, Nymphaea alba, Pistia stratiotes u. a. vollkommen haarlos, während bei anderen hierhergehörigen Pflanzen namentlich solchen, welche zeitweise auch auf trocknerem Boden leben müssen, das Absorptionsgewebe allerdings mit Wurzelhaaren versehen ist (Scirpus silvaticus, Carex paludosa).

Die erste und zweite Ausbildungsstufe des Absorptionsgewebes sind übrigens durch mancherlei Uebergänge miteinander verbunden; wie sehr in dieser Hinsicht die jeweiligen biologischen Bedürfnisse der Pflanze maassgebend sind, geht aus dem Umstande hervor, dass bei ein und derselben Species, ja selbst an ein und demselben Individuum, je nach Bedarf der eine oder der andere Typus des Absorptionsgewebes zur Ausbildung kommen kann. So giebt es z. B. verschiedene Wasserpflanzen, wie Elodea canadensis, Nuphar luteum, Acorus Calamus und Cicuta virosa, denen die Wurzelhaare im Wasser vollkommen fehlen, während sie beim Eindringen der Wurzeln in Erde sich reichlich einstellen.

Wir gehen nunmehr zu dem mit Wurzelhaaren versehenen Absorptionsgewebe über[1]). Das Hauptinteresse concentrirt sich hier auf die erwähnten Haarbildungen, welche fast die alleinigen Träger der Function des ganzen Gewebes sind.

Die Wurzelhaare verdanken, wie schon mehrmals erwähnt wurde, dem Principe der Oberflächenvergrösserung ihre Entstehung. Der hierdurch erzielte Gewinn an aufnehmender Oberfläche ist sehr beträchtlich; Schwarz hat denselben ziffernmässig nachgewiesen, indem er bei verschiedenen Pflanzen die Zahl der Haare auf 1 qmm Wurzelfläche bestimmte, sodann ihre Länge und Dicke mass und hiernach die Gesammtoberfläche der Wurzel für 1 mm Länge berechnete. Die Oberfläche einer im feuchten Raume gewachsenen behaarten Maiswurzel ist hiernach 5,5 mal grösser als die Oberfläche einer unbehaart gedachten Wurzel. Bei Erbsenwurzeln, gleichfalls im feuchten Raume gewachsen, stellt sich dieses Verhältniss wie 12,4 : 1, bei den Luftwurzeln von Scindapsus pinnatus wie 18,7 : 1, bei den im Wasser gewachsenen Nebenwurzeln von Trianea bogotensis wie 6,63 : 1. Man darf übrigens nicht meinen, dass es sich hier um feste Verhältnisse handle, welche den einzelnen Pflanzenarten eigenthümlich sind. Die Oberflächenvergrösserung durch Production von Wurzelhaaren hält vielmehr gleichen Schritt mit den Feuchtigkeitsverhältnissen des Bodens, so zwar, dass bei grösserer Feuchtigkeit, d. i. bei erleichterter Zufuhr von Wasser und Nährstoffen, die Zahl und Länge der Wurzelhaare entsprechend abnimmt. Dies kann so weit gehen, dass die Haarbildung im Wasser vollständig unterbleibt und ein Rückschlag des Absorptionsgewebes zum ersten Typus eintritt. Dies ist nach Schwarz z. B. bei Allium Cepa, Cicer arietinum, Cucurbita pepo, Helianthus annuus, Phaseolus communis und multiflorus, Ricinus communis, Zea Mais u. a. der Fall. Andererseits bedingt eine geringere Feuchtigkeit des Bodens wegen der erschwerten Wasser- und Nährstoffaufnahme eine erhöhte Production von Wurzelhaaren. Wenn schliesslich bei zu grosser Trockenheit die Bildung von Wurzelhaaren wieder vermindert oder ganz unterdrückt wird, so ist dies eben nur der Ausdruck ungünstiger Vegetationsbedingungen, eine pathologische Verkümmerungserscheinung. Unter normalen Verhältnissen aber hat die Pflanze in hohem Grade die Fähigkeit, die Ausbildung ihrer Wurzelhaare den jeweiligen Umständen entsprechend zu reguliren.

Eine reiche Behaarung der Wurzeln setzt die Möglichkeit voraus, dass sämmtliche Absorptionszellen zu Wurzelhaaren auswachsen können. Die Zahl der Wurzelhaare ist dann eine sehr beträchtliche. Nach Zählungen von Schwarz befanden sich auf einem millimeterlangen Wurzelstücke von Zea Mais (bei Wachsthum im feuchten Raume) durchschnittlich 1925 Haare, was bei einem Durchmesser der Wurzel von 1,44 mm die Zahl von 425 pro qmm ergiebt. Ein gleichlanges Wurzelstück von Pisum sativum besass unter gleichen Verhältnissen 1094 Haare, d. i. 232 auf dem qmm. Die Absorptionszellen behalten übrigens ihre Fähigkeit zur Haarbildung nur kurze Zeit, so dass zwischen den bereits vorhandenen Haaren neue Haare wahrscheinlich niemals intercalar entstehen können. Die Anlegung der Wurzelhaare erfolgt also nach den vorliegenden Beobachtungen blos in akropetaler Reihenfolge.

Bei verschiedenen Pflanzen, besonders Wassergewächsen, ist die Fähigkeit, Wurzelhaare zu bilden, an ganz bestimmte Absorptionszellen gebunden, welche sich meist auffallend von den haarlosen Nachbarzellen unterscheiden. Bei Nuphar luteum, Sagittaria sagittaefolia, Elodea canadensis u. a. sind die haarbildenden Zellen bedeutend kürzer, als die übrigen, von welchen sie frühzeitig schon durch Querwände abgetrennt werden. Im Gegensatze hierzu fand Kny bei Hydromistria stolonifera und Hydrocharis morsus ranae, dass die zur Haarbildung präformirten Zellen sich schon unter der Wurzelhaube durch ihren grösseren Umfang und ihre Tiefe auszeichnen. Bei gewissen Eriocauleen (Paepalanthus) und Juncaceen theilen sich nach van Tieghem's Beobachtungen die kurzen, wurzelhaarbildenden Zellen vorerst gewöhnlich durch je eine Längswand, worauf dann jede der beiden Tochterzellen zu einem Haare auswächst. So kommt eine paarweise Anordnung der Wurzelhaare zu Stande. Bei Distichia sind diese Zwillingshaare in ihrer unteren Hälfte der Länge nach miteinander verwachsen und weichen blos oben gabelig auseinander. Bei Lycopodium theilt sich nach Nägeli und Leitgeb die kleine Initialzelle einer Wurzelhaargruppe in 2 bis 4 Zellen, von denen dann jede zu einem Haare auswächst.

Wir wenden uns nunmehr der Morphologie und Physiologie des einzelnen Wurzelhaares zu. — Fast immer wächst die Aussenwandung der betreffenden Absorptionszelle nur zum kleineren Theile, an einer ziemlich scharf umgrenzten Stelle, zum Wurzelhaare aus. Diese Stelle liegt sehr häufig, bei vielen Pflanzen ganz regelmässig, an dem der Wurzelspitze zugekehrten Zellende. Nachdem gewöhnlich nur die Hauptwurzeln senkrecht abwärts wachsen, die schwächeren Nebenwurzeln aber mit dem Erdradius die verschiedensten Winkel einschliessen können, so ist es von vorne herein sehr wahrscheinlich, dass die Schwerkraft auf jenes localisirte Auswachsen der Wurzelhaare ohne Einfluss ist und dass hier vielmehr eine Wachsthumscorrelation zwischen Haupt- und Nebenorgan vorliegt.

Das Wurzelhaar ist bei den Phanerogamen immer nur ein Ast der betreffenden Absorptionszelle. Es ist leicht einzusehen, dass diese Continuität des Zelllumens im Interesse einer raschen Ableitung der absorbirten Stoffe gelegen ist. — Die Wandungen des Haares sind mit einem dünnen Plasmabelege ausgekleidet. Nur in der Spitze befindet sich meist eine grössere Plasmaansammlung. In dieser oder ganz knapp dahinter liegt in der Regel der Zellkern.

Die ursprüngliche Form des Wurzelhaares ist die eines cylindrischen,

unverweigten, an der Spitze abgerundeten Schlauches; begreiflicherweise kann sich diese einfachste Form nur in feuchter Luft und im Wasser entwickeln und erhalten. Gewöhnlich wird auch dabei die grösste Länge der Wurzelhaare erreicht, welche nach den Messungen von Schwarz bei den verschiedenen von ihm untersuchten Pflanzenarten zwischen 0,15 und 8 mm schwankt. So erreichen z. B. die Wurzelhaare von Potamogeton im Wasser eine Länge von 5 mm, von Elodea canadensis im Schlamm 4 mm, von Brassica Napus in feuchter Luft 3 mm, von Pisum sativum und Avena sativa 2,5 mm, von Vicia Faba 0,8 mm, Muscari botryoides 0,5 mm u. s. f. Im Erdboden bleiben die Wurzelhaare hinter diesen Maximallängen meist sehr zurück und, was wichtiger ist, sie zeigen im Contacte mit den Erdtheilchen sehr auffallende Formveränderungen, welche die physiologischen Aufgaben dieser Organe auf das deutlichste veranschaulichen.

Das Wurzelhaar zeigt das Bestreben, senkrecht zur Oberfläche der Wurzel auszuwachsen. Beim Vordringen im Erdboden stösst es sehr bald auf ein festes Bodentheilchen und muss nun seitlich ausbiegen. So wächst es dem Erdpartikelchen angeschmiegt weiter, bis ihm eine mit Luft oder Wasser erfüllte Spalte die frühere Richtung wieder einzuschlagen ermöglicht. Auf diese Weise begegnet das Wurzelhaar oft mehrmals hintereinander einem festen Bodentheilchen; jedesmal erfolgt ein knieförmige Biegung des Haares und jedesmal sucht sich dasselbe dem Hindernisse mit einer möglichst grossen Oberfläche anzupressen. In diesem Bestreben verbreitert sich das Haar nicht selten scheibenförmig, es bildet seitliche Lappen und Auszweigungen, welche das Erdklümpchen wie die Finger einer Hand festhalten, und seine Oberfläche stellt einen getreuen Abdruck aller Unebenheiten vor, welche das anhaftende Erdtheilchen aufweist (Fig. 72). Hand in Hand mit diesen Formveränderungen geht eine Wachsthumshemmung des Haares, so dass dasselbe oft um ein mehrfaches kürzer bleibt, als ein in feuchter Luft gewachsenes Haar. Dies leuchtet auch vollkommen ein, denn die ausgiebige Streckung des Wurzelhaares in feuchter Luft oder im Wasser ist nur Mittel zum Zwecke; sie soll ihm ermöglichen, auch etwas breitere Spalten und Lücken im Erdreich zu überqueren und schliesslich doch auf ein festes Bodentheilchen zu stossen. So wie der Lichtmangel eine übermässige Verlängerung der Stengeltheile hervorruft, in Folge dessen selbst tief im Erdboden sich entwickelnde Sprosse ans Tageslicht gelangen können, ebenso bewirkt der Mangel eines Contactes mit festen Erdtheilchen die übermässige Verlängerung der Wurzelhaare, so dass dieselben schliesslich doch in festes Erdreich gelangen. Man hat es hier offenbar mit biologisch gleichartigen Erscheinungen zu thun, so verschieden dieselben auch vom rein physiologischen Standpunkte sind.

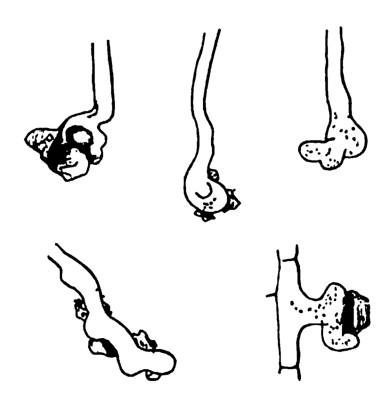


Fig. 72. Wurzelhaare von Linaria Cymbalaria.

Die besprochenen Formveränderungen der Wurzelhaare sind unzweifelhaft nicht als blosse Hemmungserscheinungen aufzufassen, sondern hauptsächlich als Reizwirkungen in Folge des Contactes mit den festen Bodentheilchen. —

Der oben erwähnte Contact des Wurzelhaares mit den anhaftenden Erdpartikelchen wird gewöhnlich durch Verklebung noch fester und inniger. Schon Darwin hat eine solche Verklebung angenommen; von Schwarz wurde sie genauer studirt und auf eine Verschleimung der äussersten Wandungsschicht zurückgeführt. Man kann nämlich an der Membran des Wurzelhaares zwei Lagen unterscheiden: eine innere, scharf abgegrenzte Schicht aus Cellulose und eine äussere, im ungefärbten Zustande schwer zu unterscheidende, veränderliche Schleimlage.

Im Zusammenhange mit der Art des Vordringens der Wurzelhaare im Erdreich und ihrer Verklebung mit festen Bodentheilchen steht die Art ihres Längenwachsthums. Nach von mir angestellten Versuchen[2]), wobei die wachsenden Wurzelhaare von Cucurbita Pepo, Pisum sativum, Polygonum fagopyrum und Helianthus annuus durch Anblasen von Reisstärkekörnchen markirt wurden, beschränkt sich das Längenwachsthum ausschliesslich auf den calottenförmig gekrümmten Scheiteltheil des Haares; knapp hinter demselben ist das Längenwachsthum schon gänzlich erloschen. Das Wurzelhaar zeigt also Spitzenwachsthum im eigentlichsten Sinne des Wortes; es ist seiner Aufgabe, zwischen den Bodenpartikelchen vorzudringen, auch in dieser Hinsicht höchst vollkommen angepasst.

Der Zweck und die Bedeutung des innigen Contactes, welchen die Wurzelhaare mit den Erdpartikelchen anstreben, wird erst dann vollständig klar, wenn man über die Vertheilung des Wassers und der Nährstoffe im Boden orientirt ist. Die für die grüne Pflanze wichtigsten Nährstoffe sind nämlich nur zum geringsten Theile im Bodenwasser gelöst; der weitaus grössere Theil derselben wird vom Erdboden durch die Oberflächenkräfte seiner kleinsten Theilchen im ungelösten Zustande festgehalten; er wird von ihm »absorbirt«. Zu diesen absorbirten Nährstoffen gehören besonders Kali- und Ammoniaksalze, Phosphate und das Eisen. Das Zustandekommen dieser Absorption, die chemischen und physikalischen Kräfte, welche dabei thätig sind, können wir hier ausser Acht lassen. Jedenfalls haben wir uns vorzustellen, dass die absorbirten Nährstoffe als äusserst feine Niederschläge die kleinsten Bodentheilchen überziehen und dass letztere dann noch von mehr oder minder dicken Wasserhüllen umgeben werden; auch das Wasser wird nämlich, zum Theile wenigstens, durch molekulare Kräfte von den Bodentheilchen festgehalten.

Jetzt erst können wir den innigen Contact, die »Verwachsung« der Wurzelhaare mit den Erdpartikelchen richtig beurtheilen. Nur auf diese Weise vermögen die Wurzelhaare dem Erdboden die absorbirten Nährstoffe, das festgehaltene Wasser, zu entreissen. Die Aufnahme der Nährsalze wird überdies auch dadurch in hohem Grade erleichtert, dass die Wurzeln durch Ausscheidung von Säuren auf ihre Umgebung lösend einwirken. Schon die durch die Athmung producirte Kohlensäure verstärkt das Lösungsvermögen des Bodenwassers und ausserdem kommt es anscheinend auch zur Ausscheidung nicht flüchtiger Säuren, welche einestheils die Lösung der absorbirten Nährstoffe beschleunigen und anderntheils auch die Gesteinstheilchen des Bodens selbst angreifen. Man kann

sich hiervon leicht durch einen zuerst von Sachs[3]) ausgeführten Versuch überzeugen. Wenn man nämlich eine polirte Marmorplatte mit einer nicht zu hohen Erdschicht bedeckt und in derselben eine beliebige Pflanze ihr Wurzelsystem ausbreiten lässt, so wird die Marmorplatte von den darauf hinwachsenden Wurzeln corrodirt und nach einiger Zeit kann man auf der gereinigten Platte sehr deutliche Aetzfiguren wahrnehmen; diese Corrosionsbilder der Wurzeln sind von grosser Schärfe der Zeichnung, woraus zu schliessen ist, dass die von dem Absorptionsgewebe ausgeschiedenen Säuren sich nicht gleichmässig im Bodenwasser vertheilen, sondern blos die Zellwandungen imbibiren. Auch aus diesem Grunde ist also eine möglichst grosse Wurzeloberfläche erwünscht.

Wenn einmal die Lösung der Nährstoffe erfolgt ist, so kann der diosmotische Eintritt derselben in die Wurzelhaare bis zu der die Aufnahme regulirenden Hautschicht des Protoplasten leicht erfolgen. Die Wandungen dieser Organe sind nämlich mit wenigen Ausnahmen sehr zart — ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,0006—0,001 mm. Blos an den abgerundeten Enden der Haare ist die Zellhaut häufig doppelt oder selbst dreifach so dick, was für das ins Erdreich eindringende Wurzelhaar nur vortheilhaft sein kann. Seine verdickte Membrankappe wiederholt so im Kleinen die Function der Wurzelhaube. —

Die Zartheit der Zellwände bedingt natürlich eine gewisse Empfindlichkeit und Kurzlebigkeit der Wurzelhaare, welche sich vor allem darin äussert, dass diese Organe in einer bestimmten Entfernung von der Wurzelspitze collabiren, sich bräunen und gänzlich absterben. Das zu Grunde gehende Absorptionsgewebe verschwindet und der Wurzelkörper wird dann von einer verkorkenden Exodermis bedeckt, zu welcher sich die äusserste Rindenzelllage umwandelt. — Auch bei plötzlichem Wechsel von Feuchte und Trockenheit, beim Umpflanzen etc. sterben die Wurzelhaare meistens ab, bisweilen erst nach Eintritt pathologischer Formveränderungen, welche z. B. in einer unregelmässigen Verzweigung bestehen (Brassica-Arten).

Eine bemerkenswerthe Ausnahme von der relativen Kurzlebigkeit und Empfindlichkeit der Wurzelhaare habe ich bei den im malayischen Archipel, z. B, auf Java ungemein häufigen epiphytischen Farnen Drymoglossum nummularifolium und piloselloides beobachtet. Bei länger andauerndem Wassermangel zieht sich nämlich das Plasma des vertrocknenden Wurzelhaares sammt dem Zellkern in den Basaltheil des Haares zurück, über welchem sich eine mehr oder minder regelmässige Einschnürung des Haarkörpers bemerklich macht. An dieser Stelle wird dann eine Membrankappe gebildet, welche den nunmehr eingekapselten Protoplasten des Haares von dem vertrockneten Theile abgrenzt. Letzterer löst sich dann ab und die so entstandene Wurzelhaaranlage harrt nur des belebenden Wassertropfens, um alsbald zu einem neuen Haare auszuwachsen.

Wir haben bisher ausschliesslich die ernährungsphysiologische Hauptfunction der Wurzelhaare kennen gelernt. Es ist jetzt noch die mechanische Rolle ins Auge zu fassen, welche diese Haargebilde bei der Befestigung und Ausbreitung des Wurzelsystems im Erdreich spielen. Dass die Verwachsung der Wurzelhaare mit den Bodentheilchen für das Festwurzeln der ganzen Pflanze von Bedeutung ist, bedarf keiner näheren Ausführung. Aber auch noch in anderer Hinsicht, beim Vordringen der Wurzel im Boden, kommt jene Verwachsung als mechanischer Factor in Betracht. Die Wurzelhaare befestigen die

rückwärts gelegenen Wurzelpartien unverrückbar im Erdreich und so wird der zur Ueberwindung des Bodenwiderstandes nöthige Halt gewonnen. Dabei ist aber, wie Schwarz betont hat, von Wichtigkeit, dass die Beweglichkeit der wachsenden Wurzelspitze keine Einbusse erleide. »Die durch Contact, Feuchtigkeit und die Schwerkraft inducirten Reize würden zum Theile illusorisch, wenn die Wurzelspitze durch Haare an die Bodentheilchen angeheftet wäre. Ebenso könnte hierdurch das Wachsthum der Wurzel gehemmt werden. Wir sehen daher die Wurzelhaare fast überall erst in einiger Entfernung unterhalb der Wurzelspitze auftreten. Interessant ist es nun, wie bei langsamem Wachsthum und bei grossen Bodenwiderständen die Wurzelhaare näher an die Spitze heranrücken, als bei leichtem Vordringen der Wurzel. Ebenso bedarf eine dünnere Wurzel eines besseren Widerhaltes, weil sie leichter einem Abbiegen ausgesetzt ist, weshalb auch hier der Abstand des ersten Haares von der Wurzelspitze ein geringerer ist.« — In der Regel beginnt die Region der Wurzelhaare nach den Angaben von Schwarz bei langsamerem Wachsthum $^3/_4$—1 mm, bei schnellerem Wachsthum 2—3 mm hinter der Wurzelspitze. Bei sehr zarten Wurzeln, z. B. bei Poa pratensis, waren die ersten Haare nur 0,11 mm von der Wurzelspitze entfernt. Eine Ausnahme bilden verschiedene Crassulaceen, z. B. Sedum Andersoni und Sempervivum Funkii, deren Wurzeln bis zur äussersten Spitze mit Haaren besetzt sind; es mag dies wohl mit dem Umstande zusammenhängen, dass diese Pflanzen nur in sehr harter, trockener Erde wachsen.

Bezüglich der mechanischen Leistungen der Wurzelhaare zeigen auch verschiedene Keimpflanzen lehrreiche Anpassungserscheinungen. Eines der wichtigsten biologischen Bedürfnisse des jungen Keimlings ist seine Befestigung im Erdboden; dieses Bedürfniss ist um so dringender, als ja die keimenden Samen unter natürlichen Aussaatverhältnissen dem Erdboden blos oberflächlich aufliegen. Es werden deshalb schon frühzeitig zahlreiche und lange Wurzelhaare gebildet. Warming[1]) fand sie in grosser Anzahl an der Grenze des hypocotylen Stengelgliedes von Wasserpflanzen; Briosi an gleicher Stelle bei Eucalyptus und anderen Myrtaceen und nach Schwarz entstehen die ersten Wurzelhaare der Keimpflanzen von Panicum miliaceum und Setaria italica an der sog. Wurzelscheide oder »Coleorhiza«; der keimende Same wird zunächst an das Substrat geheftet und jetzt erst durchbricht die Wurzel, zu wachsen beginnend, die Coleorhiza. Diese Einrichtung scheint bei Gräsern häufiger vorzukommen; ich beobachtete sie z. B. auch bei Briza minor. Selbstverständlich fungiren solche Wurzelhaare auch als Absorptionsorgane.

Wir haben im Vorstehenden bereits einige Fälle kennen gelernt, in welchen die Wurzelhaare an anderen Organen auftreten, als denen, welchen sie ihren Namen verdanken. Noch vollständiger macht sich ein solcher Wechsel im Auftreten des Absorptionsgewebes natürlich dort geltend, wo die Wurzeln durch umgewandelte Stengelorgane oder Blätter ersetzt werden. So sind die Rhizome von Psilotum triquetrum, einer Lycopodiacee, welcher echte Wurzeln gänzlich fehlen, mit Wurzelhaaren ausgestattet. Ferner sind hier die Hymenophyllaceen zu nennen, deren Absorptionsgewebe entweder an Wurzeln oder an metamorphosirten Stammorganen auftritt. — Das einer echten Wurzel habituell ganz ähnliche Wasserblatt von Salvinia natans endlich ist gleichfalls mit Absorptionshaaren ausgerüstet.

Bei den Hymenophyllaceen und bei Salvinia stellt das Wurzelhaar nicht mehr blos einen Zellast vor; es wird nämlich durch eine Querwand von der Zelle, aus der es hervorwuchs, abgetrennt. Bei Salvinia treten dann noch mehr Querwände auf, so dass das ganze Haar 7—9 zellig wird. Die kurze, kegelförmige Endzelle endigt mit einer scharfen Spitze.

Schon oben wurde erwähnt, dass das Absorptionsgewebe der Wurzeln mit seinen Wurzelhaaren bald abstirbt und abgestossen wird. Die Oberfläche der Wurzel wird dann von der äussersten Rindenzellschicht eingenommen, deren Zellwände verkorken und die nun eine lückenlose secundäre Epidermis, eine sogenannte Exodermis vorstellt. Wenn die Verkorkung der Wände schon bei Lebzeiten des Absorptionsgewebes erfolgt, so bleiben zwischen den langen Exodermiszellen kurze plasmareiche Zellen unverkorkt, welche als Durchlasszellen fungiren und die vom Absorptionsgewebe aufgenommenen Stoffe an das Rindenparenchym übermitteln (Coleus, Lamium, Hedera und die meisten Monocotylen). In vollkommenerer Ausbildung tritt die Exodermis allerdings erst bei den Luftwurzeln auf.

B. Die Rhizoiden[5]).

Das Vorkommen echter Wurzeln kennzeichnet die höchste Stufe der morphologischen Gliederung des Pflanzenkörpers. Blos die Phanerogamen sind, gleich der zweiten, ungeschlechtlichen Generation der Gefässkryptogamen, im Besitze echter Wurzeln und auch bei diesen höchstentwickelten Pflanzenformen unterbleibt nicht selten in Folge bestimmter Anpassungen die Wurzelbildung. Zu den typisch wurzellosen Pflanzen gehören ausser den Thallophyten die Muscineen (Lebermoose sowohl wie Laubmoose) und die Prothallien der Gefässkryptogamen. Von den Algen und Pilzen sehen wir hier einstweilen ab. Bei den Moosen und den selbständig lebenden Prothallien der Gefässkryptogamen werden nun jene Functionen, welche bei den höher entwickelten Pflanzen den Wurzeln und ihrem Absorptionsgewebe zugetheilt sind, ausschliesslich von bestimmten Haarbildungen, den »Rhizoiden« übernommen, welche in ihren einfachsten Formen von Wurzelhaaren kaum zu unterscheiden sind. Man hat deshalb den Ausdruck »Wurzelhaare« öfters auch auf die in Rede stehenden Haargebilde der Moose und der Prothallien übertragen, obwohl es sich aus gleich zu erörternden Gründen empfiehlt, auf diese Erweiterung des Begriffes »Wurzelhaar« Verzicht zu leisten. Es handelt sich hier nämlich um Haargebilde, welche in physiologischer Hinsicht Wurzeln und Wurzelhaare zugleich sind, welche also nicht nur die Eigenschaften typischer Wurzelhaare aufweisen, sondern ausserdem noch so manche wichtige Eigenschaft der echten Wurzeln. In letzterer Hinsicht ist besonders die Empfindlichkeit für Licht, Schwerkraft, und Feuchtigkeit hervorzuheben, welche die Rhizoiden mit den Wurzeln theilen, während eine solche Reizbarkeit den eigentlichen Wurzelhaaren vollständig abgeht.

Fassen wir zunächst den Einfluss der Schwerkraft auf Wurzeln und Rhizoiden ins Auge. Die ersteren sind bekanntlich in höherem oder geringerem Grade positiv geotropisch, und zwar ist die geotropische Empfindlichkeit der Hauptwurzeln am grössten, dagegen jene der letzten Seitenwurzeln am gering-



sten. Genau dasselbe Verhalten habe ich an den verzweigten Rhizoiden verschiedener Laubmoose, z. B. von Barbula muralis beobachtet. Die Hauptäste derselben wachsen wie Hauptwurzeln vertical abwärts, die starken Nebenäste erster Ordnung schliessen mit dem Erdradius gewisse Grenzwinkel ein, und die schwächeren Seitenzweige wachsen in horizontaler Richtung weiter oder krümmen sich selbst schief aufwärts. — Auch die unverzweigten, einzelligen Rhizoiden von Marchantia sind nach Pfeffer's und meinen Untersuchungen positiv geotropisch. Dagegen wäre es vergeblich, an echten Wurzelhaaren irgend eine geotropische Empfindlichkeit nachweisen zu wollen. Die Lage der Wurzel zum Erdradius kann eine ganz beliebige sein, die Wurzelhaare sind doch immer senkrecht zur Oberfläche der Wurzel gestellt.

Was dann den Einfluss des Lichtes auf die wachsenden Rhizoiden anlangt, so wurde von Pfeffer der sehr energische negative Heliotropismus dieser Organe an Marchantia-Brutknospen nachgewiesen, während Leitgeb und Prantl den negativen Heliotropismus der Rhizoiden von Farnprothallien festgestellt haben. An Wurzelhaaren wurde dagegen noch niemals eine heliotropische Reizbarkeit beobachtet.

Licht und Schwerkraft üben aber auch auf den Ort der Anlegung von Wurzeln und Rhizoiden einen bestimmenden Einfluss aus. Von Vöchting wurde nachgewiesen, dass die Entstehung von Adventivwurzeln in einseitig beleuchteten Zweigen von Lepismium radicans und verschiedenen Weidenarten sich auf die Schattenseiten beschränkt; es ist dabei gleichgiltig, ob die Beleuchtung der Zweige von oben oder von unten erfolgt. Von Sachs wurde ferner gezeigt, dass die Haftwurzeln des Epheu immer nur an der vom Licht abgekehrten Sprossseite entstehen. Genau dasselbe gilt nach den Untersuchungen Leitgeb's, welche später von Prantl erweitert wurden, für die Rhizoiden der Farnprothallien und nach Zimmermann für jene der Brutknospen von Marchantia; bei einseitiger Beleuchtung entstehen die Rhizoiden blos auf der Schattenseite und höchstens noch an den Rändern des Thallus. Was dagegen die Entstehung der Wurzelhaare betrifft, so haben die Untersuchungen von Schwarz hinsichtlich des Einflusses der Beleuchtung ein ganz negatives Resultat ergeben. Man kann sich in der That leicht davon überzeugen, dass bei einseitiger Beleuchtung die Wurzelhaare ebenso reichlich auf der Licht- wie auf der Schattenseite der Wurzel hervorwachsen. — So wie das Licht übt auch die Schwerkraft bei der Anlegung von Wurzeln und Rhizoiden einen ortsbestimmenden Einfluss aus. Ein verdunkelter, horizontal liegender Laubspross von Tropaeolum majus bildet nach Sachs nur auf der Unterseite Wurzeln und ebenso wachsen an horizontalen Brutknospen von Lunularia und Marchantia blos unterseits Rhizoiden aus.

Nachdem wir im Vorstehenden auf die rein physiologischen Aehnlichkeiten der Rhizoiden und der echten Wurzeln hingewiesen haben, wollen wir jetzt auf die anatomisch-physiologischen Eigenschaften der erstgenannten Organe eingehen und bei dieser Gelegenheit auf ihre nahe Verwandtschaft mit den Wurzelhaaren hinweisen.

Wie schon erwähnt, unterscheiden sich die Rhizoiden der Lebermoose und der Farnprothallien fast nur durch die an ihrer Basis auftretende Querwand von den typischen Wurzelhaaren. Jedes Rhizoid repräsentirt so eine

einzige schlauchförmige, dünnwandige Zelle, welche im Contacte mit festen Bodentheilchen dieselben Verbreiterungen und Verwachsungen zeigt, die wir bereits im vorigen Capitel kennen lernten (Fig. 73). Ebenso zeigen die Rhizoiden dasselbe ausgesprochene Spitzenwachsthum wie die Wurzelhaare.



Fig. 73. *A* Reichlich gelapptes, *B* haftscheibenartig verbreitertes Ende eines Rhizoids von Mastigobryum trilobatum.

Bei der höchst entwickelten Reihe der Lebermoose, den Marchantieen, kommen zweierlei Rhizoiden vor: ausser den gewöhnlichen Formen noch eigenthümliche »Zäpfchenrhizoiden«, welche sich durch zahlreiche nach innen vorspringende Zellwandverdickungen auszeichnen. Diese Verdickungen haben die Gestalt von einfachen oder verzweigten Zäpfchen, welche in dicht gedrängter, häufig ausgesprochen spiraliger Stellung von allen Seiten in das Lumen des Schlauches vorragen. Die einfachen Rhizoiden, welche schon nahe am Vegetationsscheitel angelegt werden, treten hauptsächlich an der Mittelrippe des Thallus auf; die Zäpfchenrhizoiden dagegen an den beiderseitigen Laminartheilen desselben. Diese Verschiedenheit der Ausbildung und des Vorkommens der Rhizoiden scheint eine Theilung der physiologischen Arbeit anzudeuten, und dementsprechend hat Leitgeb den gewöhnlichen Rhizoiden eine ernährungsphysiologische, den Zäpfchenrhizoiden dagegen eine mechanische Function zugesprochen. Da aber weder die Zugfestigkeit, auf die es hier zunächst ankäme, noch die Biegungsfestigkeit dieser Organe durch isolirte zäpfchenförmige Vorsprünge auch nur im geringsten erhöht werden kann, so meine ich, dass die zäpfchenförmigen Verdickungen überhaupt keine mechanische Bedeutung besitzen, sondern lediglich dazu dienen, um durch Einstülpung der Plasmahaut die absorbirende Oberfläche des Haares zu vergrössern. Ich vermuthe also, dass hier ein Fall von innerer Oberflächenvergrösserung vorliegt und dass demnach die Zäpfchenrhizoiden ihrer Function als Absorptionsorgane noch besser angepasst sind, als die glattwandigen Rhizoiden. Ihr bevorzugtes Auftreten an den beiderseitigen Laminartheilen des Thallus, gerade unter dem Assimilationsgewebe der Luftkammern, spricht eher zu Gunsten dieser Ansicht, als für ihre von Leitgeb angenommene mechanische Bedeutung. (Dieselbe Function, welche ich den Zäpfchen der Marchantieen-Rhizoiden zuschreibe, nimmt Noll für die Cellulosefäden an, die den Caulerpathallus durchziehen. Dass aber diesen Fäden jedenfalls auch eine mechanische Bedeutung zukommt, hat Janse nachgewiesen. (Vgl. S. 38).

Die Rhizoiden der Laubmoose, welche blos bei den Torfmoosen kümmerlich entwickelt sind, gehören zu den merkwürdigsten Haarbildungen, welche bisher bekannt sind. Sie zeigen nämlich in jeder Hinsicht eine so weitgehende Anpassung an ihre physiologischen Aufgaben, dass man sich dieselbe nicht vollkommener vorstellen könnte. Das einzelne Rhizoid ist gewöhnlich ein reichlich verzweigter Zellfaden. dessen letzte Auszweigungen häufig um das

5—6fache dünner sind, als die Hauptäste. Die letzteren sind den Haupt- und Nebenwurzeln der höher entwickelten Pflanzen zu vergleichen, die ersteren dagegen den Wurzelhaaren, so dass die Aehnlichkeit eines vollkommen ausgewachsenen Rhizoides mit einem ganzen Wurzelsystem eine sehr grosse ist (Fig. 74). Sämmtliche Aeste und Zweige, mit Ausnahme der letzten dünnen Auszweigungen, sind Zellfäden, deren einzelne Glieder meist um ein Mehrfaches länger als breit sind und durch schief orientirte Querwände von einander getrennt werden. Diese schiefe Stellung der Querwände, eine Forderung des Principes der Oberflächenvergrösserung, erleichtert im Verein mit ihrer Zartwandigkeit den osmotischen Stoffverkehr zwischen den einzelnen Zellen und steigert so das Leitungsvermögen des ganzen Zellfadens. Die dünnen Seitenästchen letzter Ordnung, an deren Leitungsfähigkeit geringere Ansprüche gestellt werden, sind häufig mit rechtwinklig gestellten Querwänden versehen. Die Aussenwandungen sind im Alter gebräunt und differenziren sich dann deutlich in zwei Schichten. Der Zellinhalt besteht aus einem plasmatischen Wandbeleg, in welchem bisweilen Chlorophyllkörner und häufig Oeltropfen auftreten, sowie aus farblosem Zellsaft. — Die Verlängerung des Rhizoides und aller seiner Auszweigungen erfolgt durch ausgesprochenes Spitzenwachsthum.

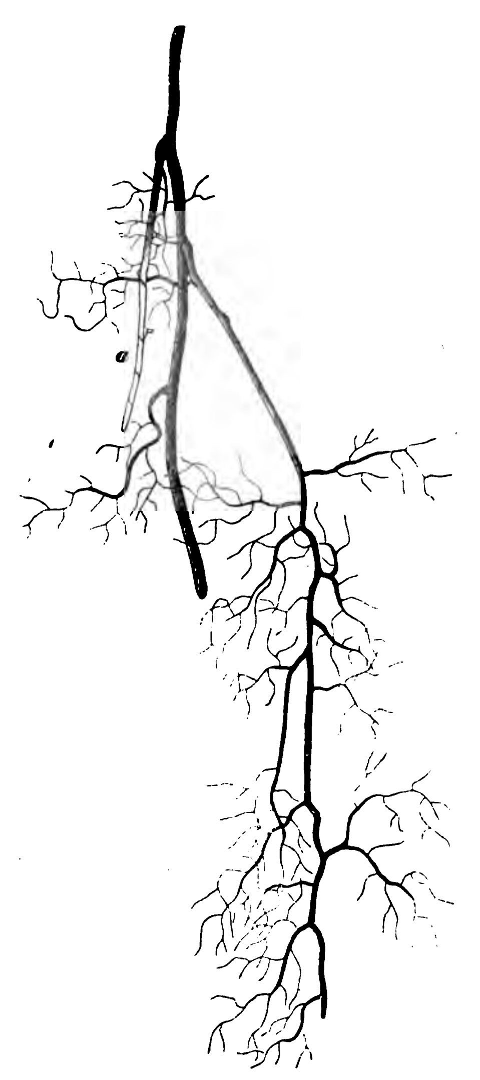


Fig. 74. Aelteres Rhizoid von Barbula muralis; *a* ein junger im Wachsthum begriffener Seitenast.

Dieser kurzen allgemeinen Charakteristik lasse ich nun eine specielle Schilderung der Rhizoiden von Barbula muralis folgen, an welchen ich mehrere biologisch interessante Eigenthümlichkeiten der Laubmoosrhizoiden genauer studirt habe.

Untersucht man den im Wachsthum begriffenen Hauptstamm eines Rhizoides des genannten Laubmooses, so beobachtet man zunächst, dass sämmtliche Querwände bereits in schiefer Stellung angelegt werden, dass also die schiefe

Lage nicht erst eine Folge secundärer Wachsthumsvorgänge ist. Schon in geringer Entfernung von der fortwachsenden Spitze erfolgt die Anlage der Seitenäste und zwar stets an den acroskopen (d. h. der Vegetationsspitze zugekehrten) Enden der betreffenden Mutterzellen. Der schiefen Querwand gegenüber zeigt sich eine papillenartige Ausstülpung der Aussenwandung, deren Durchmesser an der Basis ungefähr ebenso gross ist, als die Dicke des Hauptastes (Fig. 75 *A*). Diese Ausstülpung wird durch eine uhrglasförmige zarte Membran von der Mutterzelle abgeschnitten und stellt nun die plasmareiche Initialzelle des Seitenastes vor. Nicht jede Initialzelle wächst sofort zu einem Zweige aus; eine allerdings nicht grosse Anzahl solcher Zellen tritt vorerst in ein Ruhestadium und stellt Reserve-Anlagen vor, die man ungezwungen mit den »schlafenden Knospen« alter Dicotylen-Stämme vergleichen kann. Die Mehrzahl der Initialzellen setzt aber ihre Entwickelung ohne Unterbrechung fort. Dieselben wachsen aus jüngeren Rhizoiden zu starken Seitenästen aus, welche sich so wie der Hauptstamm geotropisch abwärts wenden. An älteren Rhizoiden dagegen spriessen aus den Initialzellen bloss ziemlich dünne Seitenzweige hervor, welche unter weit stumpferen Winkeln abwärts wachsen, ja bisweilen auch eine horizontale Richtung einschlagen. Man darf daraus auf ihre geringere geotropische Empfindlichkeit schliessen. Die Initialzellen grenzen sich gegen diese schwachen Seitenzweige durch eine Querwand ab und bewahren auch fernerhin ihre Selbständigkeit: wie ihr späteres Verhalten lehrt, sind sie nun gleichfalls zu ruhenden Initialzellen für spätere Auszweigungen geworden.

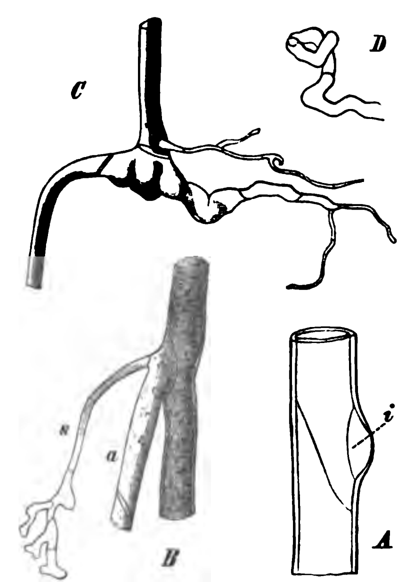


Fig. 75. Bau der Rhizoiden von Barbula muralis. *A* ein Stück des Hauptastes; *i* die Initialzelle eines Seitenzweiges. V. 450. *B* Stück eines älteren Hauptastes; die Initialzelle ist anfänglich zu einem dünnen Seitenzweige (*s*) und später zu einem dicken Aste (*a*) ausgewachsen. V. 240. *C* Stück eines Hauptastes, welcher abwärts wachsend auf ein festes Erdtheilchen gestossen ist. Vgl. den Text. *D* Gewundenes Ende eines dünnen Seitenzweiges.

Im Interesse einer zusammenhängenden Darstellung wollen wir das Wachsthum und die sonstigen Eigenthümlichkeiten der Seitenäste vorläufig übergehen und vorerst die weiteren Schicksale der ruhenden Initialzellen in's Auge fassen. Wenn der Hauptast sein Wachsthum eingestellt hat und auch die stärkeren Seitenäste ein gewisses Alter erreicht haben, dann wachsen einzelne von den ruhenden Initialzellen zu neuen dicken Seitenästen aus. Falls die betreffende Initialzelle in ihrer früheren Entwickelung einen dünnen Seitenast getrieben hatte, so wächst der neue Ast (in Bezug auf den Erdmittelpunkt) stets unter dem älteren hervor (Fig. 75 *B*). Diejenigen Initialzellen aber, welche nach ihrer Anlage ins Ruhestadium übergetreten waren, bilden jetzt in der Regel sofort starke Nebenäste. In Ausnahmsfällen aber lassen sie erst dünne Seitenzweige hervorspriessen und schreiten erst später zur Bildung dicker Auszweigungen.

Nachdem sich nun jeder starke Nebenast hinsichtlich seiner Verzweigungsverhältnisse genau so wie der primäre Hauptast verhalten kann, so ist vermöge der geschilderten Einrichtungen eine sehr weitgehende Regulirung in der Ausbildung der Rhizoiden möglich. Günstige Vegetationsbedingungen können in kürzester Zeit voll ausgenützt werden und ungünstige Zeitperioden werden leichter ohne Schaden überdauert.

Die Bedeutung der ruhenden Ast-Initialen für den Haushalt des Moospflänzchens wird übrigens noch augenfälliger, sobald man weiss, dass die Rhizoiden an anderen Stellen niemals intercalare Seitenäste bilden und dass auch die Entstehung von Protonemazweigen bei normalen Verhältnissen von den geschilderten Initialzellen ausgeht.

Die Nebenzweige der Rhizoiden werden den Wurzelhaaren um so ähnlicher, je dünner und zartwandiger sie sind. Die letzten Auszweigungen erfahren im Contacte mit den festen Bodentheilchen die schon oftmals erwähnten charakteristischen Formveränderungen. Es kommt zu denselben Verwachsungen, Umschlingungen und Verbreiterungen, wie bei den Wurzelhaaren. Bisweilen können übrigens diese Erscheinungen auch an den Hauptästen beobachtet werden. In Fig. 75 *C* ist ein vertical abwärts gewachsenes Rhizoid abgebildet, welches offenbar auf ein grösseres festes Bodentheilchen gestossen ist. Es hat sich zunächst verbreitert, nach der einen Seite einen an das Substrat geschmiegten starken Nebenast getrieben und auf der anderen Seite sein Wachsthum in der früheren Richtung fortgesetzt.

Gewiss würde man bei eingehenderem Nachforschen an den Rhizoiden der Laubmoose noch manche interessante Anpassungserscheinung auffinden. An dieser Stelle soll nur noch auf eine biologisch bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit der Rhizoiden von Atrichum und anderen Polytrichaceen aufmerksam gemacht werden. Die dickeren Haupt- und Nebenäste umschlingen sich gleich Fäden eines Seiles und bilden so Bündel von beträchtlicher Zugfestigkeit.

C. Das Absorptionsgewebe der Luftwurzeln[6]). (Die Wurzelhülle.)

Die Luftwurzeln der tropischen Orchideen und mancher epiphytischer Aroideen-Gattungen zeichnen sich durch eine eigenthümliche Umhüllung aus, welche schon seit langem unter der Bezeichnung »Wurzelhülle, velamen radicum« bekannt ist. Die Anatomie und Entwickelungsgeschichte dieses Gewebes ist am genauesten und eingehendsten von Leitgeb studirt worden, dessen Mittheilungen der nachfolgenden Darstellung hauptsächlich zu Grunde liegen.

Die Wurzelhülle bildet eine meist silberweisse »pergamentartige« Haut von verschiedener Dicke. Wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, ist sie ein Product des Protoderms der Luftwurzel, welches schon knapp hinter dem Wurzelscheitel durch tangentiale Theilungen mehrschichtig wird. Nur in seltenen Fällen bleibt die Wurzelhülle einschichtig, indem das Protoderm blos antikline Theilungen erfährt (Vanilla planifolia und aphylla, Dendrocolla teres etc.). Auf diese Weise schwankt die Schichtenanzahl zwischen 1—18 (Cyrtopo-

dium spec.), wobei jedoch dieselbe für jede Pflanzenart von ziemlicher Constanz ist.

Die Zellen der Wurzelhülle stehen miteinander in lückenlosem Zusammenhange. Ihre Form ist verschieden; bald sind sie annähernd isodiametrisch, auf dem Querschnitte der Wurzel gewöhnlich radial gestreckt; bald zeigen sie eine der Wurzel gleichsinnige Längsstreckung. Die Zellwände sind in der verschiedenartigsten Weise verdickt und zwar in den meisten Fällen durch Spiralfasern (Fig. 77), welche bei einigen Pflanzen vollkommen parallel laufen, oder Spalten und Maschen zwischen sich frei lassen oder in bandförmige Gruppen geordnet sind. Seltener als die spiralige ist eine rein netzmaschige Verdickung (Dendrocolla teres, Vanda furva). Ebenso kommt es nur selten vor, dass die Zellwände gleichmässig verdickt sind und blos mehr oder minder zahlreiche Tüpfel aufweisen (Angraecum subulatum); hin und wieder bleiben endlich die Zellmembranen ganz dünnwandig (Trichotosia ferox). — Alle diese Verschiedenheiten der Membranverdickung lassen sich bisweilen an den einzelnen Zellschichten derselben Wurzelhülle wahrnehmen; ja selbst die Wände einer und derselben Zelle zeigen nach ihrer Lage manchmal verschiedenartige Verdickungsschichten (Renanthera matutina).

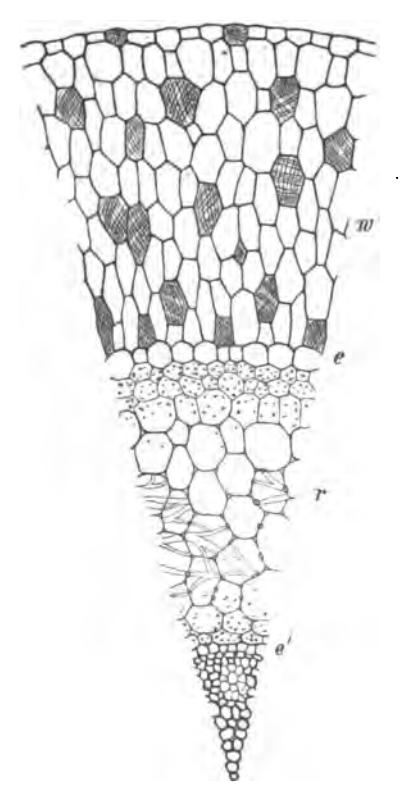


Fig. 76. Theil eines Querschnittes durch die Luftwurzel von Stanhopea oculata; w Wurzelhülle, e Exodermis, r Rinde, e[1] innere Endodermis. Verg. 150.

Die Zellwandungen der Wurzelhülle sind an den faserfreien Stellen sehr häufig mit Löchern versehen; sowohl die Scheidewände zwischen den einzelnen Zellen, wie auch die Aussenwandungen der äussersten Zellschicht. Diese Durchlöcherung geht schon aus dem Umstande hervor, dass, sobald man eine Luftwurzel in Wasser taucht, dasselbe in rapider Weise eingesogen wird. Auch das häufige Vorkommen kleiner Algenformen (Protococcus, Raphidium etc.) in den Zellen der Wurzelhülle setzt die Durchlöcherung ihrer Wandungen voraus. Endlich hat Leitgeb das Vorkommen von Löchern auch durch Injectionsversuche (mit in Wasser feinvertheiltem Zinnober) nachgewiesen.

Der Zellinhalt besteht im ausgebildeten Zustande der Wurzelhülle fast ausnahmslos aus Luft, wodurch das silberweisse Aussehen der Luftwurzel bedingt wird.

In physiologischer Hinsicht ist die Wurzelhülle, wie schon Schleiden und Unger erkannt haben, als das Absorptionsgewebe der Luftwurzeln aufzufassen

Vergegenwärtigen wir uns, dass ihre Zellwände an zahlreichen Stellen durchlöchert sind und dass ihre lufterfüllten Binnenräume auch mit der äusseren Atmosphäre in offener Communication stehen, so erscheint es begreiflich, dass das schwammige Gewebe der Wurzelhülle mit grosser Schnelligkeit Regen und Thauwasser capillar aufsaugt. Diese zuerst von Duchartre, später von Schimper und Goebel betonte Function der Wurzelhülle schliesst aber die Richtigkeit der von früheren Forschern (Schleiden, Unger, Chatin und Leitgeb), vertretenen Ansicht nicht aus, wonach die Wurzelhülle zu Folge ihrer schwammigen Textur im Stande ist, Wasserdampf und andere gasförmige Bestandtheile der atmosphärischen Luft (z. B. Ammoniak) zu condensiren und auch auf diese Weise den Laubblättern Wasser und verschiedene Nährstoffe zuzuführen. Zu Gunsten dieser Auffassung spricht folgender, von Unger ausgeführter Versuch: Ein fingerlanger Laubspross von Spironema fragrans mit vier ausgewachsenen und einem ganz jungen Blatt sowie mit einigen Luftwurzeln wurde an ein mit Oelfarbe angestrichenes Aststück gebunden und im Gewächshaus aufgehängt. Im Laufe eines Jahres kamen vier neue Blätter und zahlreiche Luftwurzeln zur Entwickelung; das Gewicht des Sprosses stieg in dieser Zeit von 10,012 g auf 21,223 g; dieses mit einer so beträchtlichen Gewichtszunahme verbundene Wachsthum setzt, wie Unger bemerkt, eine ausgiebige Absorption von Wasserdampf und Nährstoffen aus der Atmosphäre voraus. — Auch der anatomische Bau der Wurzelhülle spricht für ihr Condensationsvermögen. Die oft so überaus zarten und zahlreichen Faserverdickungen ihrer Zellwände wären nicht recht verständlich, wenn es sich blos um die mechanische Aussteifung eines Capillarapparates handeln würde. Wohl aber erfolgt durch sie eine sehr bedeutende Vergrösserung der condensirenden Oberfläche, welche in den später zu besprechenden »Faserkörpern« über den Durchlasszellen ihr Maximum erreicht.

Es fragt sich jetzt noch, auf welche Weise das von der Wurzelhülle aufgesogene oder eventuell condensirte Wasser mit den in ihm gelösten Stoffen dem Rindenparenchym der Wurzel zugeführt wird. An der Grenze zwischen Wurzelhülle und Rindenparenchym befindet sich eine charakteristisch ausgebildete Zellschicht, die Exodermis (oder äussere Endodermis), welche alle wesentlichen Eigenschaften einer Schutzscheide in dem später (VII. Abschnitt) zu erörternden Sinne besitzt. Dieselbe besteht aus zweierlei Zellen: zwischen mehr oder minder langgestreckten Elementen, deren an die Wurzelhülle grenzende Wandungen besonders häufig verdickt, doch nie von

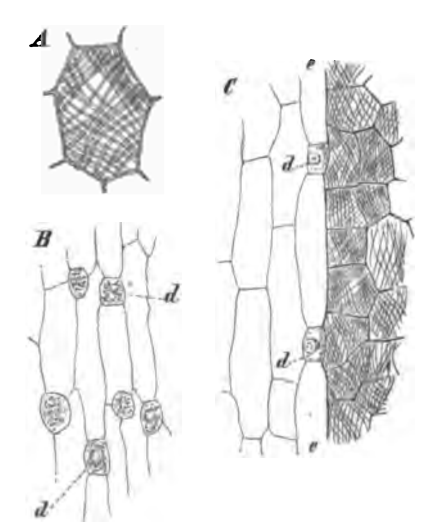


Fig. 77. *A* Zelle aus der Luftwurzelhülle von Stanhopea oculata mit den faserförmigen Wandverdickungen. V. 480. *B* Stück der Exodermis in der Flächenansicht (tangentialer Längsschnitt durch die Luftwurzel); *dd* Durchlasszellen. *C* Partie aus einem radialen Längsschnitte durch die Luftwurzel. *e—e* Exodermis, *dd* Durchlasszellen.

Tüpfelcanälen durchzogen sind, liegen zumeist in Längsreihen kurze, rundliche und plasmareiche Zellen, deren Wandungen fast immer dünn und zart bleiben (Fig. 77 *d*). Die ersteren sind die eigentlichen Exodermiszellen; sie besitzen verkorkte Zellwände und zeichnen sich demnach durch relative Impermeabilität für Wasser aus. Derart verhüten sie die Austrocknung der Luftwurzel in Perioden andauernder Trockenheit, denn die Wurzelhülle kann eine solche Function als schützendes Hautgewebe natürlich nicht übernehmen. Die kleinen dünnwandigen Zellen dagegen repräsentiren die Durchgangsstellen für das von der Wurzelhülle gesammelte Wasser.

Die unmittelbar über den Durchlasszellen befindlichen Zellen der Wurzelhülle, die Leitgeb als »Deckzellen« bezeichnet hat, sind bei verschiedenen Orchideen-Luftwurzeln durch den Besitz höchst eigenthümlicher scheibenförmiger oder kugeliger Zellwandverdickungen ausgezeichnet. Leitgeb hat sie zuerst bei der Gattung Sobralia beobachtet und ihren feinfaserigen Bau nachgewiesen (Fig. 78). In neuerer Zeit sind sie von Meinecke genauer untersucht worden, der sie als Stab- oder Faserkörper bezeichnet. Bei vollkommener Ausbildung entstehen dieselben zunächst als feine Membranleisten, auf denen sich senkrecht äusserst dünne Stäbchen erheben. Bald aber verweben sich diese Stäbchen und Fasern zu einer filzigen Masse von oft beträchtlicher Dicke. So wird ein äusserst poröser Faserkörper geschaffen, dessen Function von Leitgeb darin erblickt wird, dass er das Wasser an sich zieht, festhält und allmählich an die darunter liegende Durchlasszelle abgiebt. Wahrscheinlicher ist mir aber, dass man es in den Faserkörpern mit kleinen aber sehr wirksamen Condensationsapparaten zu thun hat, wofür auch ihre Lagerung über den Duchlasszellen spricht. Jene Forscher, welche das Condensationsvermögen der Wurzelhülle in Abrede stellen, könnten sie allenfalls als schützende Decken betrachten, welche die Tanspiration durch die dünnwandigen Durchlasszellen herabsetzen; schon Leitgeb hat auf diese Möglichkeit hingewiesen. Jedenfalls kann die Frage nach der Function dieser interessanten Gebilde blos auf experimentellem Wege definitiv beantwortet werden. —

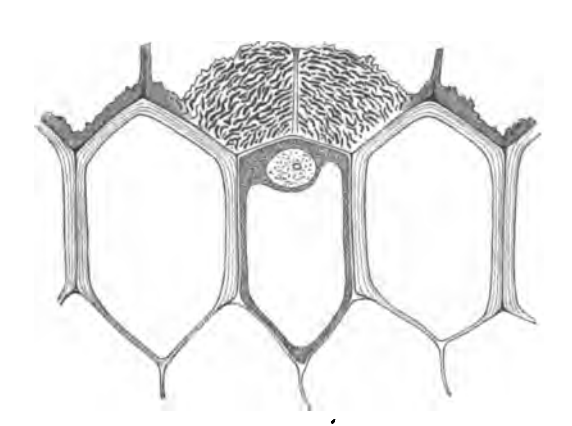


Fig. 78. Faserkörper über einer Durchlasszelle der Exodermis einer Luftwurzel von Sobralia macrantha.

Bei einigen Pflanzen (namentlich bei Angraecum subulatum) wird die Wurzelhülle im Alter abgeworfen und die Exodermis fungirt nun wie eine gewöhnliche Epidermis. Auch bei nachträglichem Eindringen von Luftwu[illegible] den Boden erfolgt eine Abstossung der Wurzelhülle.

Schliesslich ist noch auf die zuerst von Chatin constatirte und von [illegible] geb im Allgemeinen als richtig befundene Correlation hinzuweisen, wel[illegible]

den Orchideen zwischen der Ausbildung der Wurzelhülle und der Beschaffenheit der Laubblätter herrscht. Wenn man von gewissen Ausnahmen absieht, so besitzen jene Orchideen, deren Wurzelhülle nur schwach entwickelt ist, fleischige Laubblätter, während bei mächtig entwickelter Wurzelhülle die Blätter dünn sind. Da die fleischige Beschaffenheit der Orchideen-Laubblätter auf dem Vorhandensein eines Wassergewebes beruht, so handelt es sich hier also um eine Correlation zwischen Wurzelhülle und Wassergewebe: dieselben sind, bis zu einem gewissen Grade, einander stellvertretende Gewebearten. Es ist ja auch verständlich, dass, wenn die Pflanze zur Zeit der Trockenheit aus einem prall gefüllten Wasserreservoire schöpft, die möglichst vollständige Ausnützung jedes Niederschlages und des Wasserdampfgehaltes der Luft nicht so dringend ist. Ebenso ist es begreiflich, dass, wenn in letzterer Hinsicht durch Ausbildung wohlentwickelter Wurzelhüllen vorgesorgt wird, ein Wasserreservoir zu entbehren ist.

Im Anschlusse an die Wurzelhülle der Luftwurzeln sind hier noch einige anatomische Vorkommnisse bei den Moosen zu erwähnen[7]). Das Gemeinsame der Function liegt darin, dass es sich hier um capillare Wasseraufnahme seitens oberirdischer Organe handelt.

Im Blatt der Laubmoosgattung Leucobryum, sowie anderer Leucobryaceen, wird die chlorophyllführende Zellschicht beiderseits von einer bis mehreren Lagen grosser, farbloser und plasmaleerer Zellen bedeckt, deren Lumina durch grosse kreisförmige Löcher miteinander verbunden und auch nach aussen geöffnet sind. Auf diese Weise ist das Assimilationsgewebe in ein System von Capillaren eingeschlossen, welches, so lange es mit Luft gefüllt ist, dem Blatte eine weissliche Farbe verleiht (»Leucobryum«). Wird das Blatt benetzt, so füllt sich das Capillar-Gewebe sofort mit Wasser und die grüne Farbe der assimilirenden Zellen tritt deutlich hervor.

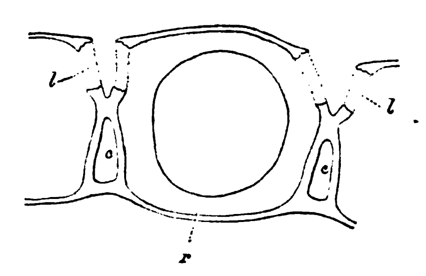


Fig. 70. Theil eines Querschnittes durch das Blatt eines abstehenden Astes von Sphagnum cymbifolium; *r* Ringleiste einer Capillarzelle, *l* Löcher in den Aussenwänden der Capillarzellen; *c* Chlorophyllzellen. Nach Russow.

Im Blatt der Torfmoose, der Sphagnaceen, fügen sich die langgestreckten Chlorophyllzellen zu einem Netz zusammen, dessen Maschen von den farblosen Capillarzellen gebildet werden (Fig. 79). Die zur Aussteifung dienenden ring- und spiralfaserigen Verdickungen ihrer Zellwände kennzeichnen gegenüber den unverdickten Zellwänden des Leucobryumblattes bereits eine höhere Stufe der Anpassung. In den oberen Hälften der Astblätter sind die Ring- und Spiralfasern nach Russow als breite Platten und Bänder entwickelt, welche natürlich besonders wirksame Aussteifungseinrichtungen vorstellen. Die unverdickten Wandstellen sind mit grossen, meist runden Löchern versehen, deren Ränder häufig von einem verdickten Faserringe umsäumt sind. — Auch das Stämmchen der Torfmoose ist mit einem Capillarapparate ausgerüstet. Derselbe besteht aus 2—4 Zellschichten und bildet die äussere Rindenhülle des Stämmchens. Die

einzelnen Elemente zeigen den gleichen Bau wie die wasserspeichernden Zellen des Blattes, und da sowohl die Quer- wie die Längswände mit Löchern versehen sind, so kann sich das ganze Gewebe in kürzester Frist mit Wasser vollsaugen. Bei der grossen Weite der einzelnen Zellen werden verhältnissmässig beträchtliche Wassermengen gespeichert, resp. capillar nach aufwärts geleitet.

Nach dem Gesagten liegt hier ein Gewebe vor, welches mehrere Functionen (Wasseraufnahme, Wasserspeicherung und Wasserleitung) in sich vereinigt; dasselbe könnte demnach auch in anderen Abschnitten dieses Buches besprochen werden. Allein der anatomische Bau dieses Gewebes legt es nahe, die Besprechung an dieser Stelle vorzunehmen.

D. Wasserabsorbirende Haargebilde an Laubblättern[9]).

Dass die grünen Landpflanzen auch mittelst ihrer Laubblätter Wasser aufzunehmen im Stande sind, ist eine schon längst bekannte physiologische Thatsache. Wenn welke Laubblätter oder Laubsprosse, mit Ausschluss der Schnittfläche unter Wasser getaucht, nach einiger Zeit, oft schon nach wenigen Stunden, wieder vollkommen turgescent werden, so ist damit eine Wasseraufnahme nachgewiesen, die unter Umständen von biologischer Wichtigkeit sein kann. Dass aber die Fähigkeit welkender Laubblätter, Wasser zu absorbiren, nicht immer eine speciell erworbene nützliche Anpassungserscheinung vorstellt, ergiebt sich aus der Thatsache, dass jede benetzbare Cuticula für Wasser mehr oder minder durchlässig ist und dass in Folge dessen die osmotische Saugkraft der welkenden Blattgewebe auf jeden Fall ein gewisses Wasserquantum durch die Aussenwände der Epidermis ins Innere des Blattes zu schaffen vermag. Dieser Vorgang vollzieht sich so wie die Transpiration mit physikalischer Nothwendigkeit; seine Regulirung dagegen, im Interesse der normalen und ungestörten Function der Laubblätter, ist ein Ergebniss besonderer Anpassung, welche die Pflanzen blos unter bestimmten biologischen Verhältnissen zeigen: Trockenes Klima und trockene Standorte nöthigen die Pflanze, jeden Regen- und Thautropfen, der das Blatt benetzt, sofort auszunützen, d. h. aufzusaugen.

Die Regulirung der Wasseraufnahme seitens der Laubblätter, wodurch dieselbe zu einem normalen Lebensvorgange wird, erfolgt in erster Linie dadurch, dass die Absorption des Wassers nicht der Gesammtepidermis überlassen bleibt. Es werden vielmehr besonders differenzirte Eintrittsstellen gebildet, die meist auch in anatomischer Hinsicht scharf ausgeprägt sind. Fast immer sind es besonders gebaute Haargebilde, welche die Wasseraufsaugung besorgen; sie sollen daher im Nachstehenden kurzweg als Saughaare, Saugschuppen bezeichnet werden. Doch auch noch eine andere Kategorie von Organen — in morphologischer Hinsicht gleichfalls Haare oder umgewandelte Epidermiszellen — kann bei der Wasseraufsaugung betheiligt sein. Es sind das die in einem späteren Abschnitt zu besprechenden Hydathoden, welche zunächst als wassersecernirende Organe fungiren, in manchen Fällen jedoch auch von aussen dargebotenes Wasser zu absorbiren im Stande sind. Eine scharfe Grenze zwischen Trichomen, die blos als Saughaare, und solchen, welche als Hydathoden anzusprechen sind, lässt sich allerdings nicht ziehen. Die Hydathoden älterer Blätter dienen nicht selten



nur mehr der Absorption des Wassers und bei nahe verwandten Pflanzen von verschiedener Lebensweise kann phylogenetisch dasselbe Trichom einmal als Hydathode, das anderemal blos als Saughaar fungiren.

Niemals wird aber von Laubblättern unter normalen Verhältnissen das Wasser durch die Spaltöffnungen aufgenommen, wie von verschiedenen Seiten behauptet oder als möglich hingestellt worden ist. Die Spaltöffnungen sind — wenn wir von den streng lokalisirten Wasserspalten absehen — ausschliesslich die Ausgangsöffnungen des Durchlüftungssystems und als solche sogar mit verschiedenen Schutzeinrichtungen versehen, welche den Eintritt von Wasser in die Durchlüftungsräume, die capillare Verstopfung der Spalten mit Wasser, verhüten sollen. Wenn beim Experiment unter Wasser getauchte Blätter stellenweise transparent werden und auf diese Weise erkennen lassen, dass Wasser durch die Spaltöffnungen eingedrungen ist und die Intercellularräume injicirt hat, so ist dies eine durch die unnatürliche Versuchsbedingung herbeigeführte Erscheinung, welche auf die normalen Verhältnisse keinen Rückschluss gestattet. —

Unter den in trockenen, heissen Klimaten lebenden Pflanzen sind es besonders die Wüstengewächse, deren Laubblätter Saughaare besitzen; sie werden dadurch befähigt, den nächtlichen Thaufall auszunützen, der sich z. B. in der ägyptisch-arabischen Wüste vom November bis zum April fast allnächtlich einstellt und oft sehr ergiebig ist. Auch zahlreiche Vertreter der Mediterranflora sind mit Saughaaren ausgerüstet und zweifelsohne weisen auch manche Pflanzen unserer heimischen Flora, die trockenen, sonnigen Standorten angepasst sind, an ihren Laubblättern Saughaare auf. Unter den epiphytischen Pflanzen sind wasserabsorbirende Trichome bisher blos bei den Bromeliaceen beobachtet worden, hier allerdings in sehr merkwürdiger und vollkommener Ausbildung.

Ihrer äusseren Gestalt nach erscheinen die wasserabsorbirenden Trichome als typische Haare oder Borsten, als Köpfchen- und Keulenhaare und endlich als Schild- oder Schuppenhaare.

Die typischen Saughaare können ein- oder mehrzellig sein. Einzellige Saughaare hat Volkens bei Diplotaxis Harra und einigen Heliotropium-Arten der ägyptisch-arabischen Wüste beschrieben. Ich kann seine Angaben nach Untersuchung des von mir gesammelten Materiales im Wesentlichen bestätigen. Die steif abstehenden Borstenhaare der erstgenannten Crucifere (Fig. 80 *A*) sind fast bis zum kolbig erweiterten Fussstück hinab mit in die Länge gestreckten Knötchen versehen und auf ihrer ganzen Aussenseite von einer zarten Cuticula überzogen, an die sich sofort die Celluloseschichten der Zellwände anschliessen. Der ziemlich dicke Wachsüberzug der Epidermis reicht blos bis zur Basis der Borste heran, welche im Gegensatz zur gesammten Blattfläche allein benetzbar ist. Das Lumen des Haares ist bis zum kolbigen Fussstück herab von prächtig geschichteten Cellulosemassen ausgefüllt. Im Lumen des Fussstücks ist ein dicker plasmatischer Wandbeleg mit grossem Zellkern vorhanden. Die verdickten Seiten- und Innenwände des Fussstücks sind reich getüpfelt, die daran grenzenden Parenchymzellen chlorophylllos, radialgestreckt, als Wassergewebszellen entwickelt. — Lässt man ein abgeschnittenes Blatt welken und bestreicht es nach beginnender Erschlaffung wiederholt mit Wasser, so wird es binnen kurzer Zeit wieder vollkommen turgescent. Da die von einem Wachsüberzug bedeckten Epidermiszellen nicht benetzbar sind, so kann die Wasseraufnahme blos seitens

der geschilderten Haare erfolgen. In der Natur spielt sich der Vorgang zweifelsohne in der Weise ab, dass die Thautropfen an den Haaren herabrinnen, an der benetzbaren Basis aufgesaugt und durch die tüpfelreiche Innenwand des Fussstückes den benachbarten wasserspeichernden Zellen zugeführt werden. — Während bei Diplotaxis Harra die ringförmige Absorptionszone an der Haarbasis anatomisch nicht weiter ausgezeichnet ist, bleibt sie bei den sonst ähnlich gebauten, doch schlankeren Saughaaren von Heliotropium luteum, undulatum und arbaïnense sehr dünnwandig. Besonders auffallend ist der Gegensatz zwischen

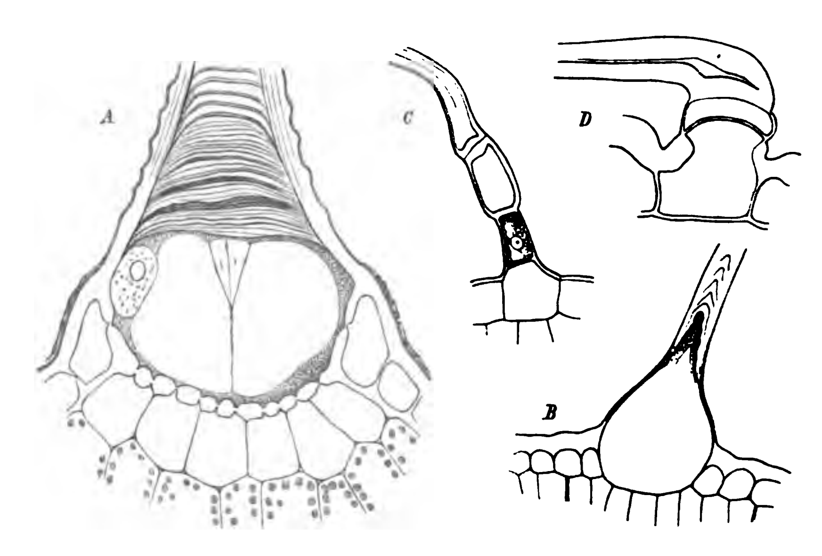


Fig. 80. **Wasserabsorbirende Haare:** *A* von Diplotaxis Harra, *B* von Heliotropium luteum, *C* von Centaurea argentea, *D* von Convolvulus Cneorum.

der dickwandigen Epidermis und der zartwandigen Haarbasis bei Heliotr. luteum (Fig. 80 *B*).

Die mehrzelligen Saughaare bilden häufig einen filzigen Ueberzug auf Ober- und Unterseite der Blätter. Natürlich ist nicht jeder Haarfilz im Stande, Wasser zu absorbiren. Wenn er aber benetzbar ist und auffallende Wassertropfen rasch einsaugt, wenn ferner welke filzige Blätter unter Wasser getaucht oder bespritzt sich wieder erholen und turgescent werden, wenn schliesslich dünnwandige, plasmareiche Zellen an der Basis der Haare die Eintrittsstellen des Wassers andeuten, dann darf man mit ziemlicher Sicherheit annehmen, dass die betreffenden Filzhaare zugleich auch Saughaare sind. Nach den Untersuchungen von Volkens und E. Gregory sind die hierhergehörigen Haarformen meist derart gebaut, dass einer oder mehreren dünnwandigen, plasmareichen Basalzellen, den »Saugzellen« des Haares, ein lufterfüllter, zuweilen bis zum Verschwinden des Lumens verdickter Zellfaden oder auch eine einzige langgestreckte Zelle aufsitzt. Diese abgestorbenen Theile der Haare verfilzen sich untereinander (Petasites albus, niveus Helichrysum graveolens, Salvia argentea, Alfredia nivea, Inula Helenium, Atractylis flava, Ifloga spicata u. a.), oder sie bilden, indem sie sich alle in gleicher Richtung nebeneinanderlegen, eine glatte glänzende Haardecke (Convolvulus

Cneorum, Plantago cylindrica u. a.). Neben ihrer schon im III. Abschnitte besprochenen Function als Schutzmittel zur Einschränkung der Transpiration haben die in Rede stehenden Haarpartien auch die Aufgabe, die Thau- und Regentropfen capillar festzuhalten, beziehungsweise zu den basalen Saugzellen hinabzuleiten.

Zwei Beispiele mögen diesen Typus von Saughaaren noch mehr verdeutlichen. Die Laubblätter von Centaurea argentea besitzen beiderseits einen sehr dichten Haarfilz, welcher aus unverzweigten Saughaaren besteht (Fig. 80 *C*). Ueber der Fusszelle befinden sich 1—3 dünnwandige, wenig gestreckte Saugzellen, welchen eine ziemlich dickwandige breitere Zelle folgt. Dieselbe ist durch eine sehr dicke Querwand von der langgestreckten, lufterfüllten Endzelle getrennt. Ein welkes, mit Ausschluss der Schnittfläche unter Wasser getauchtes Blatt nahm innerhalb 24 Stunden 13 Procent seines Gewichtes an Wasser auf und erreichte seine frühere Turgescenz vollständig wieder. Die Blätter von Convolvulus Cneorum besitzen beiderseits eine glänzende Haardecke aus dicht nebeneinander gelagerten Haaren, deren gestreckte Endzelle sehr dickwandig ist, während die niedere, scheibenförmige Saugzelle, welche dem Fussstück aufsitzt, sehr dünne Aussenwände besitzt (Fig. 80 *D*). Da auch die Epidermis-Aussenwände sehr dick sind, so fällt die Dünnwandigkeit der Saugzelle besonders auf. Ein welkes Blatt, dessen Haardecke einen aufgesetzten Wassertropfen sehr rasch einsog, erfuhr nach 24 stündigem Verweilen im Wasser (die Schnittfläche ragte natürlich heraus) eine Gewichtszunahme von 10 Procent. — Dass man bei derartigen Versuchen besonders darauf achten muss, die zweite Wägung nicht früher vorzunehmen, bevor nicht das zwischen den Haaren capillar festgehaltene Wasser verdampft ist, mag nebenher bemerkt werden.

Eingesenkte, sitzende oder kurz gestielte Köpfchen- und Keulenhaare von nicht drüsiger Beschaffenheit, auf deren grosse Verbreitung bereits de Bary hingewiesen hat, scheinen in vielen Fällen einen besonderen Typus der Saughaare darzustellen. Das plasmareiche, ein- oder mehrzellige Köpfchen oder keulige Ende des Haares fungirt dann als eigentliches Saugorgan. Die Stielzelle weist an ihrer Aussenwand häufig eine ringförmige Membranverdickung auf, die stark cutinisirt ist; die Eintrittsstelle des Wassers aus dem Köpfchen in das Innere des Blattes wird so auch bei starkem Welken stets gleich weit erhalten. Das ein- oder mehrzellige Fussstück endlich ist oft stark verbreitert, so dass eine möglichst grosse Anzahl von assimilirenden Zellen den unmittelbaren Anschluss an diesen Theil des Organs gewinnt. Bei Peperomia scandens ist die Fusszelle langgestreckt und reicht oft tief in das Wassergewebe der Blattoberseite hinab. — Wenn man derartige Organe an Blättern beobachtet, deren rasche und ausgiebige Wasseraufnahme experimentell festgestellt ist, und wenn dann ferner der rasche Eintritt von gelösten Farbstoffen in das Innere der betreffenden Haargebilde, sowie beschleunigte Plasmolyse auf eine ansehnliche Permeabilität ihrer Aussenwände und der Cuticula schliessen lässt, so wird man mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, dass die betreffenden Trichome als Wasserabsorptionsorgane fungiren. Der Umstand, dass sie in der Regel unter das Niveau der Epidermis eingesenkt sind, oder durch eine Krümmung der Stielzelle mit der Epidermis in unmittelbare Berührung kommen, begünstigt natürlich die Aufsaugung dünner Wasserschichten. Als Beispiele, welche allerdings noch einer genaueren Untersuchung bedürftig sind, seien hier die Köpfchenhaare von

Syringa vulgaris und die Keulenhaare von Vaccinium vitis idaea (nach Lundström) angeführt. Ueberhaupt ist dieser Typus von Saughaaren noch ungenügend bekannt; in vielen Fällen dienen sie, wie wir in einem späteren Abschnitte hören werden, zugleich als wasserausscheidende Organe.

Am vollkommensten sind die Saugschuppen der epiphytischen Bromeliaceen ihrer Function angepasst, deren genauere Kenntniss wir den Untersuchungen A. F. W. Schimper's verdanken. Bei den Rosetten bildenden Bromeliaceen, deren Blattbasen als Wasserreservoire fungiren, treten die Saugschuppen hauptsächlich an letzteren auf, während bei den rasenbildenden und langstengeligen Arten (Tillandsia) die Blätter und Stengel mit Schildhaaren ganz bedeckt sind.

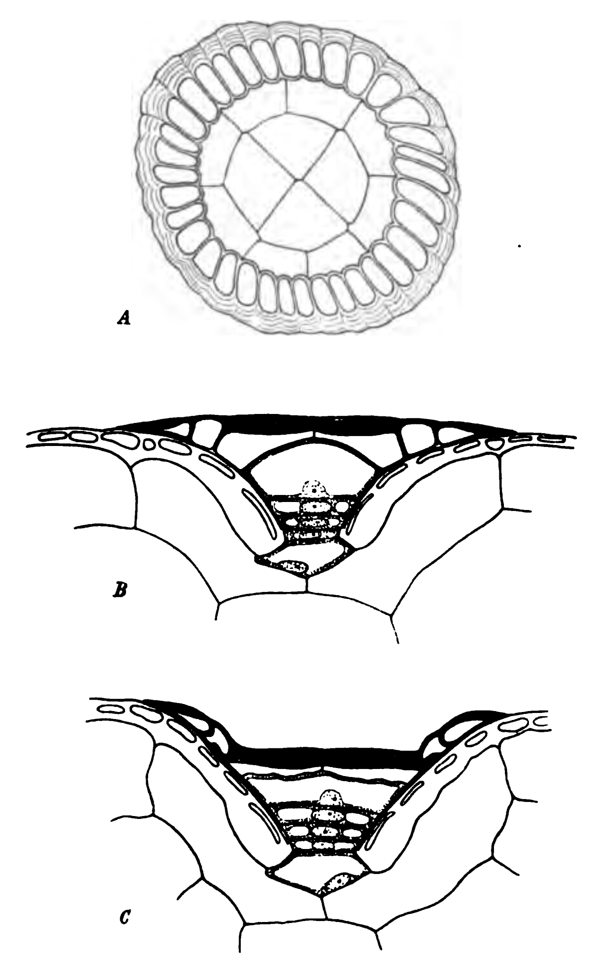


Fig. 81. Saugschuppen von Vriesea psittacina. *A* Oberflächenansicht, *B* Durchschnitt durch eine turgescente, *C* durch eine collabirte Saugschuppe.

Der anatomische Bau der Saugschuppen ist im Allgemeinen der folgende (Fig. 81): Dem mehr oder minder verbreiterten, ein- oder mehrzelligen Fussstücke sitzt ein trichterförmiger, unter das Niveau der Epidermis eingesenkter Stiel auf, welcher aus 3–4 flachen, zartwandigen, plasmareichen Zellen besteht; diese sind es offenbar, welche man als die eigentlichen Saugzellen zu betrachten hat. Der Stiel wird von einem annähernd kreisrunden oder unregelmässig gestalteten Schilde bedeckt; die Zellwände seiner Randzellen, welche nicht selten eine radiale Streckung zeigen, sind bei den Tillandsien zu einem membranösen, radialgerippten Flügel ausgezogen. Im Gegensatz zu den lebenden Stielzellen sind die Rand- und Binnenzellen des Schildes abgestorben und mit Luft erfüllt. Die obersten Zellwände (Aussenwände) des Schildes sind bei Arten mit ganz ein-

gesenkten Schuppenhaaren und bei Bewohnern feuchter, schattiger Standorte nur wenig verdickt, bei Arten mit über die Oberfläche hervorragenden Schuppen dagegen von bedeutender Mächtigkeit. In allen Fällen aber sind die Aussenwände des Schildes ganz cutinfrei; bei Behandlung mit concentrirter Schwefelsäure lösen sie sich vollständig auf. Die Cuticula bleibt entweder als äusserst zartes Häutchen erhalten (Tillandsia usneoides) oder sie wird ebenfalls vollständig gelöst (Vriesea psittacina).

Wenn man ein dicht mit Saugschuppen besetztes Bromeliaceen-Blatt mit Wasser benetzt, so wird dieses rasch eingesogen und die in Folge des Luftgehaltes der Schildzellen weissliche Farbe des Blattes weicht einer reingrünen Färbung. Bei mikroskopischer Untersuchung sieht man, dass sich die Zellen des Schildes mit Wasser füllen. Wird ein Tropfen Kalilauge auf die Epidermis gesetzt und nach wenigen Secunden wieder abgewischt, so zeigt sich, dass rings um jede Schuppe der vorher farblose Inhalt der Epidermis goldgelb gefärbt ist. Bei Plasmolysirungsversuchen mittelst Kochsalzlösung sieht man die Contraction des Plasmaschlauchs zuerst in den die Basis der Schuppen umgebenden Parenchymzellen eintreten. All dies weist im Verein mit der Thatsache, dass die epiphytischen Bromeliaceen blos Haftwurzeln besitzen oder selbst wurzellos sind und bei blosser Benetzung der Blätter wochenlang frisch bleiben, auf die hervorragende Eignung ihrer Schuppenhaare zur Absorption von Wasser, beziehungsweise wässeriger Nährstofflösung hin.

Mit einigen Worten ist jetzt noch auf die Bedeutung der verdickten Aussenwände des Schildes einzugehen. Wenn seine Zellen Luft führen, sind die dünnen Seitenwände wellig verbogen, und die dicken Aussenwände liegen wie ein Deckel dem lebenden Stiele der Schuppe fast unmittelbar auf. Bei Wasserzutritt strecken sich die Seitenwände wieder gerade, der Deckel wird gehoben. So dient derselbe in trockenen Zeitperioden als Schutzmittel gegen Wasserverlust durch die dünnwandigen Stielzellen hindurch. Besonders deutlich kommt diese Function des »Deckels« bei Vriesea psittacina zum Ausdruck. Das runde Schild der Saugschuppe (Fig. 81 *A*) besteht aus zahlreichen radial gestreckten Randzellen, dann folgt nach innen ein Kranz von acht tangential gestreckten Zellen und die Mitte des Schildes wird von vier grossen kreuzweise angeordneten Zellen eingenommen. Die Aussenwände dieser letzteren sind allein stark verdickt und bilden den Deckel (Fig. 81 *B*). Nach stärkerer Transpiration sinkt derselbe so weit herab, dass er mit seinen Rändern die Wand des vom Stiele gebildeten Trichters unmittelbar berührt und so denselben vollkommen abschliesst (Fig. 81 *C*).

Die wasserabsorbirenden Trichome sind, von wenigen Ausnahmen abgesehen, auch an jenen Stellen, durch welche das Wasser eintritt, mit einer in Schwefelsäure unlöslichen Cuticula versehen. Ob die bedeutende Permeabilität derselben für Wasser auf einem abweichenden chemischen Verhalten beruht, oder auf besonderen Structureigenthümlichkeiten — etwa dem Vorhandensein von äusserst feinen Poren, welche sich der mikroskopischen Wahrnehmung entziehen — diese Frage lässt sich derzeit nicht beantworten.

In physiologischer Hinsicht ist zum Schlusse noch die weitere Frage aufzuwerfen, ob die lebenden Protoplasten der wasserabsorbirenden Trichome bei der Wasseraufsaugung activ thätig sind und gewissermaassen wie Pumpen wirken, oder ob der Eintritt des Wassers blos durch die osmotische Saugkraft

bewirkt wird, welche im lebenden Blattparenchym beim Welken zu Stande kommt; im letzteren Falle würden die betreffenden Zellen der Haare blos als leicht permeable Durchlassstellen fungiren. (Dieselbe Alternative gilt natürlich auch für die Durchlasszellen in der Exodermis der mit Wurzelhüllen versehenen Luftwurzeln). Obgleich die letztere Möglichkeit nicht unbedingt auszuschliessen ist und in Fällen unvollkommener Anpassung voraussichtlich zutrifft, so ist doch nach Analogie mit den Wurzelhaaren als wahrscheinlich anzunehmen, dass die durch besonderen Plasmareichthum ausgezeichneten Zellen der besprochenen Haargebilde (sowie auch die plasmareichen Durchlasszellen der Luftwurzeln) bei der Wasseraufsaugung activ thätig sind, dass sie selbst die Pumpkraft entwickeln, durch welche das Wasser in das Innere des Blattes gepresst wird. Eine Bestätigung dieser Annahme kann allerdings blos durch das Experiment erfolgen.

III. Die Absorption organischer Nährstoffe.

A. Das Absorptionsgewebe der Keimlinge.[9])

Jede Keimpflanze kann in ihren ersten Entwickelungsstadien, so lange sie von den mütterlichen Reservestoffen zehrt, als eine Schmarotzerpflanze betrachtet werden. Dieser bereits mit der ersten Entwickelung des Embryo beginnende Parasitismus führt schon frühzeitig zur Ausbildung eines Saugorgans, des Embryoträgers, dessen Gestaltung zuweilen sehr schön das Princip der Oberflächenvergrösserung erkennen lässt. So wurde von Treub gezeigt, dass bei Phalaenopsis grandiflora, Schilleriana u. a. die vier Zellen des Suspensors zu je zwei langen Schläuchen auswachsen, von denen die einen in das Exostom eindringen, die anderen wie ein Hyphenbündel den Embryo umhüllen. Bei einer anderen Orchidee, Stanhopea oculata, entsteht durch Theilung der befruchteten Eizelle zunächst ein aus 10—15 Zellen bestehender, kugeliger Proembryo; mit Ausnahme einer einzigen Zelle, aus der der Embryo hervorgeht, wachsen alle Zellen zu langen Schläuchen aus, die sich zwischen die Zellen der Samenknospe bis zur Epidermis eindrängen und theilweise auch ins Exostom vorschieben. So ist bei diesen Pflanzen schon der Embryoträger als ein sehr vollkommenes Haustorium ausgebildet. Bei Tectona grandis sind die am unteren Theile des Embryoträgers auftretenden grossen »Saugblasen« nach S. H. Koorders umgewandelte Endospermzellen, die mit dem Embryoträger innig verwachsen sind.

Gehen wir nun zur Aufsaugung der Reservestoffe beim Keimungsprocesse über. Wenn sich die Baustoffe, welche die Mutterpflanze dem Keimlinge mit auf den Weg giebt, ausschliesslich in seinen eigenen Organen aufspeichern — vor Allem sind es die Keimblätter, die dazu dienen —, so kommt der vorübergehende Parasitismus des Keimlings weder in seiner äusseren Gliederung noch im anatomischen Bau zum Ausdruck. Beides ist nur möglich, wenn die Reservestoffe in Geweben abgelagert werden, welche mit dem Keimlinge in keinem organischen Zusammenhange stehen. Solche Nährstoffbehälter sind das Endosperm, in seltneren Fällen das Perisperm. Der Keimling hat denselben die

Baustoffe in gleicher Weise zu entziehen, wie ein Schmarotzer seiner Wirthpflanze, und besitzt zu diesem Behufe ein Absorptionsgewebe, in Fällen vollkommenerer Anpassung sogar ein eigenes Absorptionsorgan.

Wenn der Keimling vom Speichergewebe rings umschlossen ist, so nimmt gewöhnlich seine ganze Oberfläche, soweit sie mit jenem Gewebe in Berührung steht, die gelösten Nährstoffe auf; besonders sind es die Keimblätter, deren protodermales Gewebe anfänglich als Absorptionssystem fungirt und sich erst später zur typischen Oberhaut ausbildet. In diesem einfachsten Falle haben wir es also mit einer Erscheinung des Functionswechsels zu thun; ein specifisches Absorptionssystem wird nicht ausgebildet. — Dieselbe Art der Nährstoffaufnahme findet in der Regel statt, wenn der Keimling dem Endosperm blos seitlich anliegt. In den Samen von Agrostemma Githago z. B. grenzt der Keimling blos mit der Unterseite eines Keimblattes an das Speichergewebe und die betreffende Zelllage wird nach Beendigung ihrer Function als aufsaugendes Gewebe genau so zu einer spaltöffnungsreichen Epidermis, wie die an die Samenschale grenzende Zellschicht des äusseren Keimblattes, welche direct zur Oberhaut wird. Allerdings unterscheidet sich hier das absorbirende Epithel vom nicht absorbirenden durch eine deutliche Radialstreckung seiner Zellen, womit bereits eine Annäherung an den Bau des specifischen Absorptionsgewebes gegeben ist.

Das Vorhandensein eines solchen specifischen Absorptionsgewebes setzt auch bei der Keimpflanze den Besitz eines besonderen Absorptionsorgans voraus. Derartige mit Haustorien vergleichbare, oder geradezu als Haustorien zu bezeichnende Organe finden sich namentlich an den Keimlingen verschiedener Monocotylen vor. Gewöhnlich ist es der obere Theil des Cotyledonarblattes, welcher, bei der Keimung im Endospermgewebe stecken bleibend, als Saugorgan fungirt. Ein ebenso schönes als bekanntes Beispiel hierfür bietet der keimende Same der Dattelpalme.

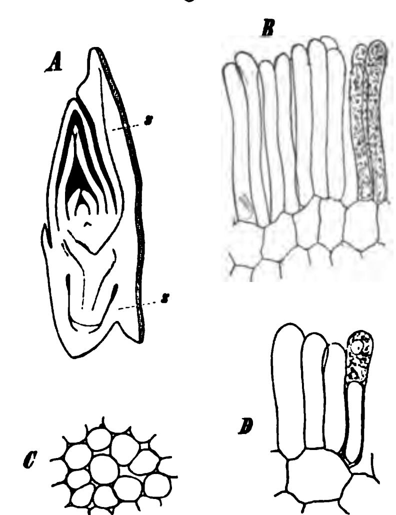


Fig. 82. A Keimling von Triticum vulgare im ruhenden Zustande; ss das Scutellum mit dem Absorptionsgewebe. V. 16. B die schlauchförmigen Absorptionszellen des Scutellums eines älteren Keimpflänzchens. V. 230. C die gleichen Zellen im Querschnitt. D Absorptionszellen eines Keimpflänzchens von Stipa calamagrostis. V. 320.

Die Absorptionsgewebe dieser Saugorgane treten, so wie an den Wurzeln der grünen Pflanzen, in zwei verschiedenen Ausbildungsstufen auf. Die erste Stufe kennzeichnet sich durch niedrige Absorptionszellen, deren Aussenwandungen höchstens papillenförmige Ausstülpungen zeigen. Bei dieser verhältnissmässig geringen Oberflächenentfaltung geht natürlich die Aufsaugung der Reservestoffe nur langsam vor sich. Es dauert oft Wochen ja Monate lang, bevor das Endosperm vollständig entleert ist. Eine solche Verlangsamung liegt eben in den biologischen Bedürfnissen der betreffenden Keimpflanze und der einfache Bau ihres Absorptionsgewebes genügt diesen Bedürfnissen vollständig. Bei den

Palmen, Liliaceen, Irideen, Zingiberaceen, Marantaceen, Cyperaceen u. a. ist bisher blos diese erste Ausbildungsstufe des Absorptionsgewebes beobachtet worden.

Von grösserer Vollkommenheit ist das Absorptionsgewebe des Graskeimlings, welches die an das Endosperm grenzende Rückenfläche des Scutellums, d. i. des Cotyledo, bekleidet (Fig. 82 *A*). Im ruhenden Zustande des Keimes besteht dieses Gewebe gewöhnlich schon aus gestreckten und senkrecht zur Oberfläche des Schildchens orientirten Zellen, welche aber seitlich noch in lückenlosem Zusammenhange stehen. Bei der Keimung vergrössert sich das Schildchen um ein Beträchtliches, und die Absorptionszellen, deren Breitenwachsthum hiermit nicht gleichen Schritt hält, weichen theilweise oder ganz auseinander. So entstehen zahlreiche nach aussen offene Intercellularspalten und einzelne Zellen oder Zellgruppen werden ringsum vollständig isolirt (Fig. 82 *B*). Die hierdurch erzielte Oberflächenvergrösserung erfährt noch durch das oft sehr ausgiebige Längenwachsthum der Absorptionszellen eine Unterstützung. So besitzen dieselben z. B. am ruhenden Keim von Triticum vulgare eine durchschnittliche Länge von 0,023 mm, dagegen im ausgewachsenen Zustande, zur

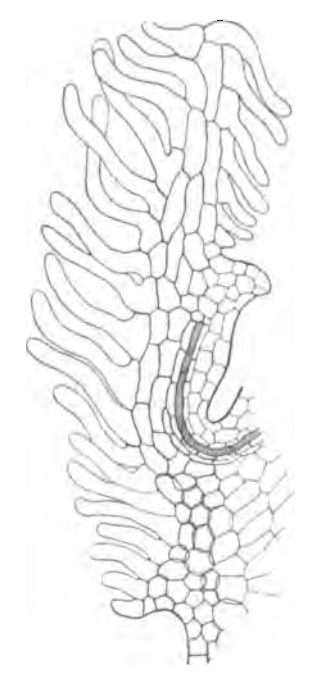


Fig. 83. Das Schildchen (Haustorium) des Keimlings von Briza minor. Links das Absorptionsgewebe mit seinen wurzelhaarähnlichen Ausstülpungen. Vergr. 175.

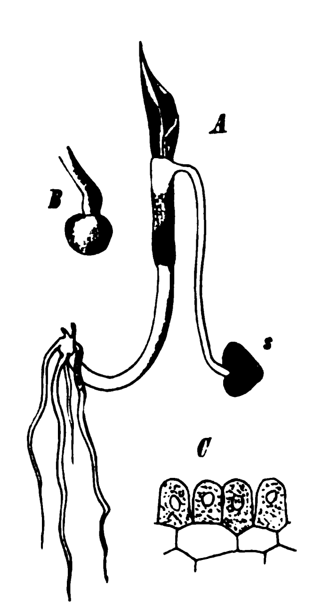


Fig. 84. *A* Keimpflanze von Tradescantia erecta; *s* Same; ca. 4 mal vergrössert; *B* freipräparirtes Haustorium; stärker vergrössert; *C* Absorptionszellen des Haustoriums.

Zeit der lebhaftesten Aufsaugung, eine Länge von 0,09 mm. Bei Zea Mais sind die Absorptionszellen im ruhenden Zustande 0,025, im ausgewachsenen Zustande 0,071 mm lang. Die vollkommen ausgebildeten Absorptionszellen des Scutellums

erscheinen demnach zumeist als langgestreckte, am oberen Ende abgerundete Schläuche, deren Länge ihren Breitendurchmesser um das 4—12fache übertrifft. Die Zellwandungen sind natürlich von zarter Beschaffenheit. Auffallend ist der Plasmareichthum der Zellen; im unteren Zellende liegt gewöhnlich der Zellkern. Nach beendeter Keimung und Entleerung des Endosperms collabiren die Zellen, die Seitenwände werden gefaltet und der plasmatische Zellinhalt verschwindet vollständig.

Eine merkwürdige Annäherung an den Bau des typischen Absorptionsgewebes der Wurzeln habe ich an dem aufsaugenden Gewebe des Scutellums von Briza minor beobachtet (Fig. 83). Vor Beginn der Keimung sind hier die Absorptionszellen nur eben so hoch als breit (0,017 mm); an einer Keimpflanze, deren Plumula 3 mm hoch war, betrug die Länge der Absorptionszellen bereits 0,086 mm und im ausgewachsenen Zustande erreichen sie eine durchschnittliche Länge von 0,15 mm. Dieselben erscheinen dabei als Ausstülpungen der oberflächlichen Zelllage des Scutellums, genau so wie die typischen Wurzelhaare. Das vollkommen ausgebildete Scutellum zeigt im Längsschnitt ein eigenthümliches Aussehen, weil sein oberer Rand zu einem hohen Saume ausgewachsen ist, welcher beiderseits Absorptionszellen trägt.

Ausser den Graskeimlingen sind auch die Keimpflänzchen der Commelynaceen mit einem vollkommener ausgebildeten Absorptionsgewebe versehen. Bei Tradescantia erecta bleibt der fadenförmige Stiel des Cotyledonarblattes mit seinem knopfförmigen Ende im Samen stecken. Dieses stecknadelkopfgrosse Haustorium (Fig. 84 *B*) ist auf seiner ganzen Oberfläche mit plasmaerfüllten Absorptionszellen versehen, welche ungefähr 0,07 mm hoch und 0,03 mm breit sind und seitlich nur locker zusammenhängen.

In stärkehaltigen Samen sondern die Absorptionsgewebe der Keimlinge während der Keimung ein stärkelösendes Enzym, Diastase, aus und tragen so dazu bei, die Stärke aufnahmsfähig zu machen. Es ist dies eine analoge Erscheinung, wie die Säureausscheidung seitens der Wurzelhaare. Wenn man z. B. den wachsenden Keimling eines Weizenkorns sorgfältig vom Endosperm loslöst und auf die Rückenfläche des abgespülten Scutellums eine dünne Schicht von Weizenstärkebrei aufträgt, so ist nach 24 Stunden die Mehrzahl der Stärkekörner von der ausgeschiedenen Diastase stark corrodirt. Der gleiche Erfolg, wenn auch weniger rasch, tritt ein, wenn man das keulige Saugorgan des Keimlings von Canna indica zu dem Versuch verwendet. Bei den Gräsern sondert übrigens, wie wir später ausführlicher hören werden, nicht blos das Absorptionsepithel des Schildchens Diastase aus. — Das Saugorgan des Dattelkeimlings (sowie auch anderer Palmen) secernirt ein celluloselösendes Enzym, da hier die stark verdickten Endospermzellwände den stickstofflosen Reservestoff vorstellen. —

Besondere Anpassungen in Bezug auf die Aufnahme plastischer Baustoffe zeigen die Keimlinge der viviparen Mangrovepflanzen. Bei den Arten der Gattung Rhizophora (Rh. Mangle, mucronata) ist der oberste, von der Samenschale umschlossene, kegelförmige Theil des sog. Cotyledonarkörpers als Saugorgan entwickelt. Seine ganze Oberfläche ist mit äusserst zahlreichen, ein- bis mehrzelligen Papillen und Wärzchen versehen, welche die absorbirende Oberfläche bedeutend vergrössern und die eigentlichen Haustorien des Keimlings vorstellen.

Wesentlich anders gestalten sich die Verhältnisse nach meinen Untersuchungen bei der gleichfalls zu den Rhizophoraceen gehörigen Bruguiera eriopetala. Hier ist es merkwürdigerweise das die vier an der Basis verwachsenen Keimblätter in dünner Lage umkleidende Endosperm, welches wurzelhaarähnliche oder lappige Haustorien bildet. Bei der Entwickelung der jungen Frucht wird das primäre Endosperm von den Keimblättern bis auf ganz vereinzelte, halblinsenförmige, plasmareiche Zellen verdrängt. Diese letzteren entwickeln sich nun zu mehr-

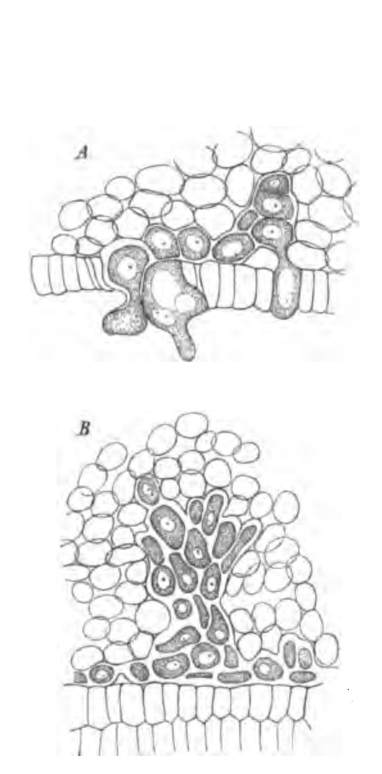


Fig. 85. Endospermhaustorien von Bruguiera eriopetala. *A* bei der Loslösung des Integumentes von den Cotylen ist das Palissaden-Epithel der letzteren am Integument hängen geblieben; es wird durchsetzt von einzelnen Fortsätzen der Endospermhaustorien. *B* Grösseres Endospermhaustorium. Das rundzellige Gewebe gehört dem Integument, die palissadenförmig gestreckten Zellreihen gehören einem Keimblatt an.

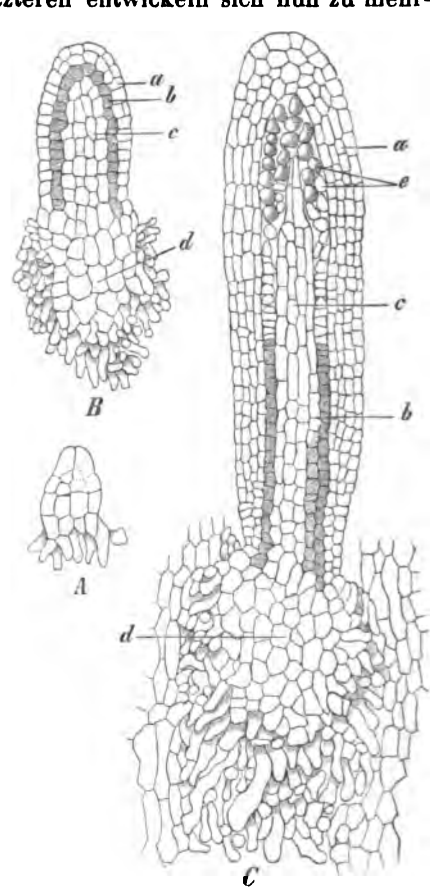


Fig. 86. *A* Embryo von Dendroceros cichoraceus, *B* von Dendroceros crispatus, *C* junges Sporogon von Dendroceros crispatus, *d* Fuss des Sporogons mit schlauchförmigen Absorptionszellen (nach Leitgeb, Aus Engler-Prantl, Pflanzenfamilien).

zelligen, scheibenförmigen Endosperminseln weiter, die schliesslich mit ihren Rändern mehr oder minder vollständig verschmelzen, und ein- bis vielzellige Saugfortsätze in das sehr locker gebaute Parenchym des Integumentes hinein senden (Fig. 85*B*). Nicht minder auffallend ist es, dass an zahlreichen Stellen einzelne Endospermzellen schlauchartige Fortsätze zwischen die palissadenartig gestreckten Zellen der Keimblätter hineintreiben (Fig. 85*A*). Natürlich besitzen dieselben hier nicht die Bedeutung von Haustorien, sondern stellen offenbar

Einrichtungen vor, welche eine möglichst innige Verbindung des aufsaugenden Endosperms mit dem Keimling, an den die Nährstoffe abgegeben werden sollen, zum Zwecke haben. Es ist das Princip der Oberflächenvergrösserung, welches nicht nur den Bau der aufnehmenden, sondern auch den der abgebenden Seite des Endosperms beherrscht.

Auch bei der viviparen Myrsinee Aegiceras majus kommen Endospermhaustorien in Gestalt von keilförmigen, nicht selten verzweigten Lappen und Leisten sowie in Gestalt von Zotten vor, doch beschränkt sich ihr Auftreten ausschliesslich auf die Placentargegend, von wo aus die Zufuhr der Bau- und Reservestoffe erfolgt. — Höchst eigenthümlich ist endlich auch das von Treub untersuchte Verhalten des Endosperms bei der Verbenacee Avicennia officinalis. Dasselbe tritt sammt dem darin befindlichen Embryo aus der Mikropyle in die Fruchthöhle hinaus, eine einzige, enorm grosse, sich reich verzweigende Zelle ausgenommen, welche als »cellule cotyloide« zunächst den Nucellus, später auch die Placenta nach allen Richtungen hin durchwuchert und so als Haustorium fungirt.

Der Vortheil, welcher mit der Bildung von Endospermhaustorien für die Ernährung der grossen Keimlinge viviparer Gewächse verknüpft ist, liegt auf der Hand. Unwillkürlich denkt man dabei an die reichverzweigten Chorionzotten und -Lappen in der Placenta der Säugethiere, die ja auch nichts anderes als wahre Haustorien sind.

Im Anschluss an die Keimpflanzen der Phanerogamen sind hier noch die jungen, wachsenden Sporogone der Laub- und Lebermoose zu erwähnen, welche mit ihrem Fussende (sofern ein solches unterscheidbar ist) in das Gewebe der Mutterpflanze, d. i. der Geschlechtsgeneration sich eindrängen und von dieser letzteren reichlich mit plastischen Baustoffen versehen werden. Der als Haustorium fungirende Fuss des Sporogoniums ist natürlich mit einem Absorptionsgewebe versehen, welches bei den Laubmoosen aus zartwandigen, mehr oder minder papillösen Zellen besteht, während dasselbe bei einigen Lebermoosen (Anthoceros, Dendroceros, Notothylas) zu kurzen Schläuchen auswächst, welche sich in das Gewebe des Mutterpflänzchens einzwängen (Fig. 86). Auch hier begegnen wir also jenen beiden Ausbildungsstufen des Absorptionssystems, welche im Vorausgegangenen schon oftmals unterschieden wurden.

B. Das Absorptionssystem der Saprophyten und Schmarotzerpflanzen.

Indem wir vorläufig von den zahlreichen Uebergängen absehen, welche die chlorophyllhaltigen Gewächse mit den in der Ueberschrift genannten Pflanzengruppen verbinden, möge hier vorerst der allgemeinen Bedingungen gedacht werden, von welchen die Ausbildung des Absorptionssystems der chlorophylllosen und deshalb gänzlich oder vorwiegend auf organische Nahrung angewiesenen Pflanzen beherrscht wird. Es machen sich nämlich in dieser Hinsicht zwei einander entgegenarbeitende Einflüsse geltend: einerseits werden an das Absorptionssystem erhöhte Ansprüche gestellt, da wegen der mangelnden Kohlenstoffassimilation sämmtliche Nährstoffe durch das Absorptionssystem auf-

genommen werden; andererseits verringern sich aber die Ansprüche bezüglich der Wasseraufnahme um ein Bedeutendes, weil eben die zahlreichen transpirirenden Laubblätter fehlen. Welcher dieser beiden Factoren bei der Ausbildung des Absorptionssystems die Oberhand behält, hängt natürlich von den sonstigen biologischen Eigenthümlichkeiten der betreffenden Pflanze ab.

Betrachten wir zunächst die phanerogamen Saprophyten[10]. Jene »Humusbewohner«, die noch mit grünen Laubblättern versehen sind und wenigstens einen Theil ihrer stickstofflosen Baustoffe selbst produziren, benöthigen der reichlicheren Wasseraufnahme entsprechend eine grosse absorbirende Oberfläche. Es werden also Wurzelhaare am Platze sein, wie bei den meisten Orchideen, welche einerseits Wasser aufnehmen und andererseits den Humuspartikelchen, denen sie angeschmiegt sind, organische Stoffe entziehen. Schon die gewöhnlichen Wurzelhaare (von Zea Mais, Hordeum vulgare, Phaseolus multiflorus, Helianthus annuus u. a.) besitzen, wie Molisch gezeigt hat, in wenn auch geringem Maasse die Fähigkeit, mittelst bestimmter Secrete organische Substanzen chemisch zu verändern (z. B. Stärke in Zucker überzuführen). Bei den Humusbewohnern wird diese Fähigkeit voraussichtlich eine bedeutende Steigerung erfahren haben. — Eine andere Kategorie von grünen Humusbewohnern, wozu die Cupuliferen, Betulaceen und viele Coniferen gehören, kommt nicht durch Ausbildung von Wurzelhaaren, sondern, wie Frank gezeigt hat, durch Symbiose mit Pilzen in den Besitz einer grossen absorbirenden Oberfläche. Schon in der Einleitung zu diesem Abschnitte wurde darauf hingewiesen, dass das Fadenmycel so vieler Pilze seiner Hauptfunction nach als Absorptionsgewebe zu betrachten ist. Dieses fremde, sehr vollkommen ausgebildete Absorptionsgewebe machen sich nun die erwähnten Holzgewächse dienstbar. Ihre Saugwurzeln werden bis über die Vegetationsspitze von einem aus innig verflochtenen Hyphen bestehenden Pilzmantel lückenlos überzogen, welcher vereinzelte Hyphen zwischen die haarlosen Absorptionszellen der Wurzel hineinsendet und so dieselben seitlich mehr oder minder dicht umspinnt. Andererseits gehen von dem Pilzmantel in den meisten Fällen zahlreiche Hyphen nach aussen, welche den Humus weithin durchwuchern und nicht nur wegen ihrer grösseren Oberflächenentfaltung mehr leisten können als gewöhnliche Wurzelhaare, sondern auch deshalb, weil sie den Humusboden auch qualitativ besser auszunützen im Stande sind. Die betreffenden Pilzmycelien sind eben der saprophytischen Lebensweise weit vollkommener angepasst. — Das von den Pilzhyphen absorbirte Wasser wird nebst den darin gelösten anorganischen und organischen Nährstoffen von der sonst unmittelbar als Absorptionsgewebe fungirenden äussersten Zellschicht der »Pilzwurzel« oder »Mykorrhiza« aufgenommen und den betreffenden Leitungsbahnen des Wurzelkörpers zugeführt. Dass die Symbiose der betreffenden Pflanzenarten mit Bodenpilzen die Ernährung der ersteren thatsächlich günstig beeinflusst, wurde von Frank auch experimentell nachgewiesen. Junge Buchen wurden in Blumentöpfen mit humushaltigem Waldboden gezogen, wovon ein Theil vorher durch Erhitzen auf 100° C. sterilisirt worden war. Die in nicht sterilisirtem Boden wurzelnden Buchen bekamen sehr bald typische Mykorrhizen, und entwickelten sich kräftig weiter. Die in sterilisirtem Boden wachsenden Exemplare dagegen bildeten unverpilzte Wurzeln und gingen sämmtlich nach und nach zu Grunde[11].

Unter den chlorophylllosen phanerogamen Humusbewohnern ist hier Monotropa hypopitys zu nennen, an deren haarlosen Wurzeln Kamienski zuerst die dichtgeflochtene Hyphenscheide der Mykorrhiza entdeckt und auch ihre ernährungsphysiologische Bedeutung richtig erkannt hat.

Manche Gefässkryptogamen (Prothallien von Lycopodium-Arten, Hymenophylleen) und Laubmoose zeigen gleichfalls eine saprophytische Ernährungsweise. Was diese letzteren anlangt, so habe ich an den Rhizoiden verschiedener Arten unzweifelhafte Anpassungserscheinungen an den Saprophytismus nachweisen können. Die Gattung Buxbaumia (B. aphylla, indusiata) besitzt zwar ein grünes, assimilirendes Protonema, das knollige Stämmchen aber ist, gleichwie die Blätter, die es umhüllen, vollständig chlorophylllos. Ueberaus reichlich sind nun dafür die Rhizoiden entwickelt, welche zum Unterschiede von typischen Rhizoiden farblose, dünne Membranen besitzen. Besonders auffallend sind die nicht selten vorkommenden Verschmelzungen einzelner Rhizoidenäste, wobei es gewöhnlich zur Bildung H-förmiger Verbindungen, an einzelnen Stellen sogar zur Netzbildung kommt. So erinnern die Rhizoiden von Buxbaumia lebhaft an ein fädiges Pilz-Mycel. — Bei Rhynchostegium murale dringen die Rhizoiden sehr häufig in abgestorbene Stengel und Wurzeln ein, wobei sie ihre Gestalt nicht verändern und blos an jenen Stellen, wo sie die Zellmembranen durchbohren, stets mehr oder minder verengert sind. Bei einer anderen Hypnacee, Eurhynchium praelongum, welches besonders häufig auf abgefallenem, halbvermodertem Laube vorkommt, durchbohren die Rhizoiden die Aussenwände der Epidermiszellen und dringen sodann, die Seitenwände durchbohrend, von Zelle zu Zelle weiter. Sehr auffallend sind nun die lappigen Ausbreitungen, welche sie bilden; mit ihren einzelnen Zweigen und Lappen legen sie sich in die Buchten der Oberhautzellen hinein und füllen dieselben oft vollständig aus (Fig. 87 *A*). Auch wenn das betreffende Rhizoid ins Blattparenchym gedrungen ist, macht sich die Neigung geltend, einzelne Zellen vollständig auszufüllen. Auf diese Weise kommen haustorienartige Gebilde zu Stande, wie sie an den in Erde wachsenden Rhizoiden der Laubmoose nicht zu beobachten sind. — Bei einer auf feuchtem morschen Tannenholz lebenden Varietät von Webera nutans waren

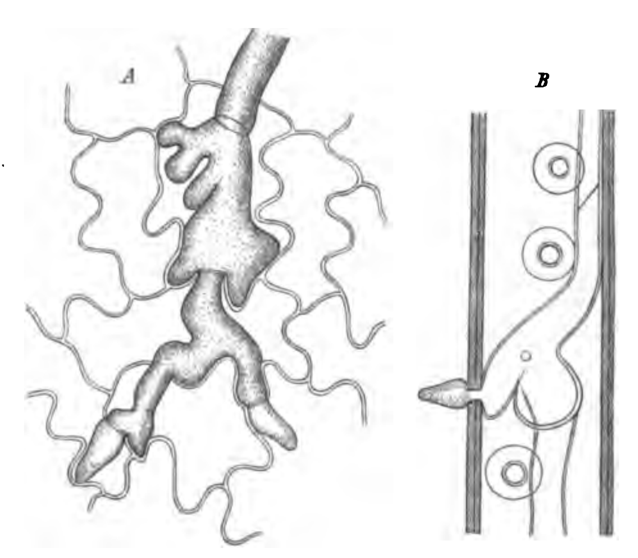


Fig. 87. *A* Rhizoid von Eurhynchium praelongum, welches in der Epidermis eines abgefallenen Buchenblattes sich ausbreitet. *B* Rhizoid von Weber nutans in einer Nadelholztracheide, links ein Perforationsfortsatz.

die an den Tracheidenwänden angeschmiegt wachsenden Rhizoidenäste deshalb von besonderem Interesse, weil sie stellenweise, gleich den Hyphen eines Schmarotzerpilzes, dünne Perforationsfortsätze durch die verdickten Wände getrieben hatten (Fig. 87 *B*). Die Fortsätze waren 3—6 mal so eng, als der betreffende Rhizoidenast, und traten namentlich an unregelmässig blasigen oder lappigen Ausweiterungen der Rhizoiden auf. Nach Durchbohrung der Wand schwillt die Spitze des Fortsatzes schlauchförmig an und wächst nun als neugebildeter Seitenast weiter.

Die phanerogamen Schmarotzer[12]) entziehen ihrer Wirthpflanze die Nährstoffe auf sehr verschiedene Weise; die Ausbildung ihres Absorptionsgewebes hängt dabei von dem Grade des Parasitismus ab. Wenn die betreffenden Schmarotzerpflanzen noch im Besitze von assimilirenden Laubblättern sind, so bleibt das Absorptionsgewebe der Saugorgane oder Haustorien auf einer niedrigeren Ausbildungsstufe stehen, d. h. die Oberflächenentfaltung ist noch keine sehr grosse. Häufig handelt es sich dabei überhaupt blos um den Anschluss des Wasserleitungssystems des Schmarotzers an jenes des Wirthes, wie bei der Mistel und anderen (nicht allen) Loranthaceen. Die im Boden wurzelnden Halbschmarotzer sind überdies häufig mit typischen Wurzelhaaren versehen und bilden so ein Analogon zu den bereits bewurzelten Keimpflanzen, die aber noch von den im Speichergewebe des Samens enthaltenen Baustoffen zehren. Bei den chlorophylllosen Parasiten macht sich das Princip der Oberflächenvergrösserung häufig durch pinselförmige Ausstrahlung oder fädige Auszweigungen des Saugorgans geltend. Das absorbirende Gewebe besteht dann aus haar- oder hyphenähnlichen Zellfäden, die die Gewebe des Wirthes durchwuchern (Lathraea squamaria, Cuscuta, Orobanche). Nicht selten tritt dabei eine Arbeitstheilung ein, indem tracheidenähnliche Zellen, die mit dem Wasserleitungssystem des Schmarotzers direct zusammenhängen, den Anschluss an die wasserleitenden Röhren des Wirthes suchen, während siebröhrenähnliche Elemente sich an die eiweissleitenden Siebröhren des Wirthes anlegen und die übrigen Fäden im Leitparenchym des Marks und der Rinde die stickstofflosen plastischen Baustoffe absorbiren (Orobanche). — Die weitgehendste Anpassung an die parasitische Lebensweise ist bei den Rafflesiaceen zu beobachten, bei denen an Stelle der einzelnen Vegetationsorgane nur mehr ein pilzmycelähnliches Absorptionsgewebe vorhanden ist.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen mögen noch einige Beispiele besprochen werden, deren genauere Kenntniss wir namentlich den interessanten Untersuchungen von Solms-Laubach, L. Koch und Heinricher verdanken.

Das zu den Santalaceen gehörige Thesium pratense ist eine krautige Schmarotzerpflanze. An ihren Wurzeln entwickeln sich eigenthümliche Körperchen von eiförmiger, bisweilen fast glockenförmiger Gestalt, die Haustorien (Fig. 88 *A*). In ihrer Jugend besitzen diese Organe, wie Schwarz angiebt, Wurzelhaare, welche schon vor dem Eindringen des Haustoriums in die Nährwurzel des Wirthes das Festhaften des ersteren bewirken. Im Zustande voller Entwickelung »liegt die Haustorialspitze auf der Nährwurzel genau so auf, wie der Sattel auf dem Pferde«. Auf dem Längsschnitte lässt sich ein axiler Körper des Haustoriums unterscheiden, welcher von einem Rindengewebe umgeben

wird. Dieser »Haustorialkern« ist von flaschenförmiger Gestalt. »Der eiförmige Bauch der Flasche liegt innerhalb der Haustorialrinde, von dieser ganz umgeben; ihr halsartiger Fortsatz ragt, wie ein Zapfen über die Ansatzfläche hinaus vorspringend, weit in das Gewebe der Nährwurzel hinein«. Dies ist der für unsere Betrachtung allein wichtige Saugfortsatz, welcher das Absorptionsgewebe trägt. Er besteht der Hauptsache nach aus gestreckten plasmareichen Parenchymzellen und zwei im Querschnitt halbmondförmigen Gefässsträngen (Fig. 88 *B*). Die das Absorptionsgewebe bildenden Endzellen sind durch besondere Längsdehnung ausgezeichnet und legen sich mit ihren abgerundeten, bisweilen keulig erweiterten Spitzen theils an das Rindengewebe der Nährwurzel, theils an den Holzkörper derselben an. Man wird so unwill-

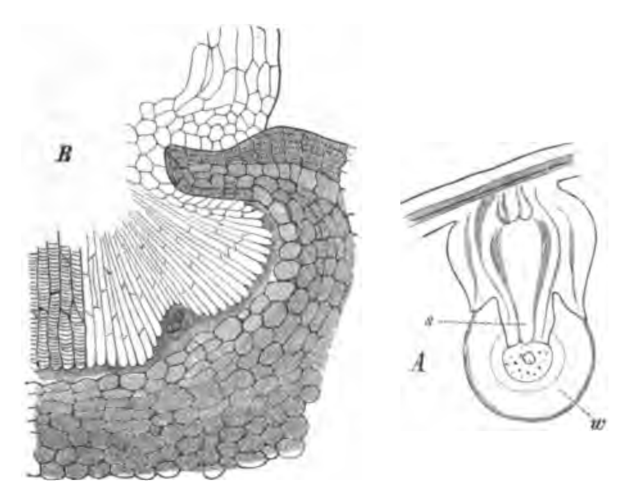


Fig. 88. *A* Längsschnitt durch ein Haustorium von Thesium pratense. *s* Saugfortsatz, *w* Nährwurzel (einer dicotylen Pflanze); schwach vergrössert. *B* Theil des Saugfortsatzes (im Längsschnitt der Nährwurzel); die gestreckten Absorptionszellen breiten sich fächerförmig aus. Vergr. 80. Nach Solms-Laubach.

kürlich an das Absorptionsgewebe des Grasschildchens erinnert. Auch die gefässähnlichen Elemente des Saugfortsatzes treten am Ende büschelförmig auseinander und setzen sich auf kürzestem Wege mit den Gefässen der Nährwurzel in Verbindung.

Die vorstehende Schilderung des Haustoriums von Thesium pratense trifft blos zu, wenn die Nährwurel einer dicotylen Pflanze angehört. Ist aber der Wirth eine monocotyle Pflanze, z. B. eine Grasart, so erleidet der Bau des Haustoriums und speciell des Saugfortsatzes bedeutende Abänderungen, welche die Anpassungsfähigkeit des Haustoriums an verschieden gebaute Nährwurzeln darthun.

Die von den Landwirthen als »Flachs- und Kleeseide« so sehr gefürchteten Vertreter der Gattung Cuscuta sind windende Pflänzchen, welche mit ihren fadenförmigen Stengeln die oberirdischen Organe der Nährpflanze umschlingen und bei reicher Verzweigung ein unentwirrbares Filzwerk bilden. Assimilirende Blattorgane und Wurzeln fehlen diesen Schmarotzern gänzlich; die an den windenden Stengeln sitzenden Haustorien haben demnach den Gesammt-

bedarf der Pflanze an Nährstoffen und Wasser zu decken und sind deshalb noch vollkommener gebaut, d. h. mit einer noch grösseren absorbirenden Oberfläche versehen, als die Nährorgane von Thesium. Das Cuscuta-Haustorium stellt eine rundliche oder gelappte Haftscheibe vor, welche dem Nährstengel fest aufsitzt und einen nagelförmigen Saugfortsatz in die Rinde des Wirthes treibt. Das Ende des Fortsatzes, sein Absorptionsgewebe, besteht aus langgestreckten, haarförmigen Zellen, welche sich pinselförmig ausbreiten und bei Cuscuta epilinum zum Theil zwischen den Zellen der Rinde fortwachsen, zum Theil an den Holzring des Stengels sich anlegen, denselben jedoch nur ausnahmsweise durchbrechen. Bei C. europaea, welche besonders auf Nesseln schmarotzt, dringt der Saug-

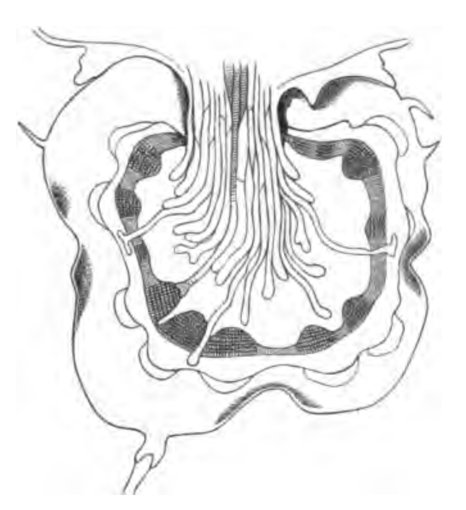


Fig. 89. Haustorium von Cuscuta europaea im Stengel von Urtica dioica; die meisten Haustorialschläuche breiten sich im Mark aus. Einzelne dringen bis zu den Hadromtheilen vor, oder nach Durchbrechung des Holzringes bis ins Leptom.

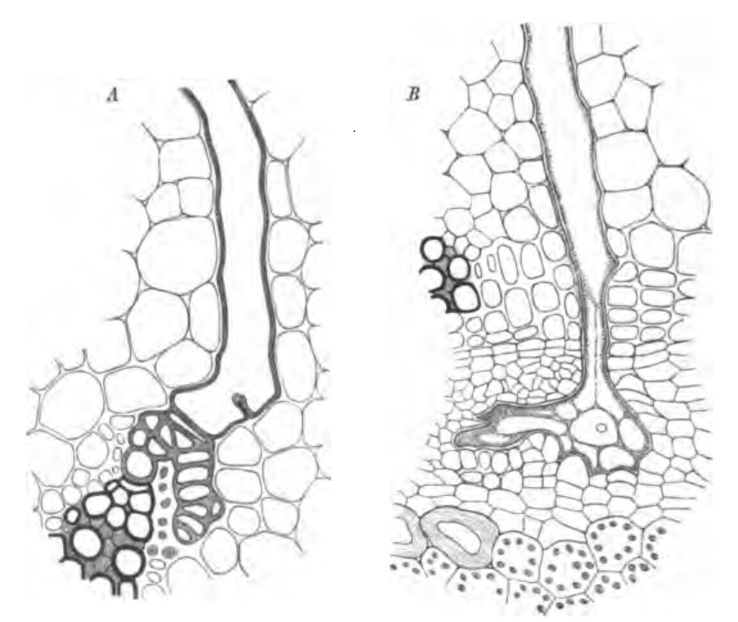


Fig. 90. *A* Tracheidenähnlicher Haustorialschlauch von Cuscuta europaea, mit verholzten und bis gegen das getheilte Ende zu glatten Wänden. Das gegabelte Schlauchende besitzt netzfaserige, resp. leiterförmige Wandverdickungen. Der Schlauch ist vom Mark des Wirthstengels (Urtica dioica) gegen das Hadrom eines Gefässbündels vorgedrungen. Der eine Gabelast hat sich direkt an ein primordiales Gefäss angelegt; der andere Gabelast wird von den Gefässen durch eine Lage von Holzparenchymzellen getrennt, deren Wände verquollen sind. *B* Haustorialschlauch von Cuscuta europaea, der vom Mark des Wirthstengels (U. dioica) her den Libriformring durchbrochen hat und in das Leptom, resp. in die secundäre Rinde eingedrungen ist. Das erweiterte, gezackte und gelappte Schlauchende enthält reichlich Plasma und den Zellkern.

fortsatz noch tiefer ein (Fig. 89, 90). Er durchquert den Holzring des Stengels und breitet nun sein fädiges Absorptionsgewebe besonders im Marke aus. Einzelne Schläuche, die bald den Charakter von Tracheiden annehmen, dringen bis zu den ersten Gefässen der primären Hadromtheile vor und legen sich dicht an dieselben an (Fig. 90 *A*). Andere Schläuche zwängen sich zwischen die primären Bündel durch, indem sie den schwachen Ring aus mechanischen Zellen zum zweitenmal sprengen; sie gelangen auf diese Weise ins primäre und secundäre Leptom, worin sie dann unregelmässig gelappte Aussackungen bilden (Fig. 90 *B*). Die Mehrzahl der Fäden, die alle mit reichlichem Plasmainhalt und grossen Kernen versehen sind, verbleibt im Marke des Stengels, das sie nach allen Richtungen hin durchwuchern. Aehnlich verhalten sich die Haustorien von Cuscuta epithymum.

Zu den merkwürdigsten phanerogamen Parasiten gehören, wie schon oben erwähnt wurde, die Rafflesiaceen. Als Vertreter derselben sei hier die in Syrien und Kurdistan einheimische Pilostyles Hausknechtii genannt, welche in den Zweigen und Blattbasen verschiedener Astragalus-Arten schmarotzt. In der Basis jedes vom Schmarotzer befallenen Blattes entwickeln sich rechts und links von der Medianebene zwei napfförmige Gewebekörper, die sog. Floralpolster, aus welchen später die Blüthen hervorspriessen (Fig. 91 *I*). Was nun aber die

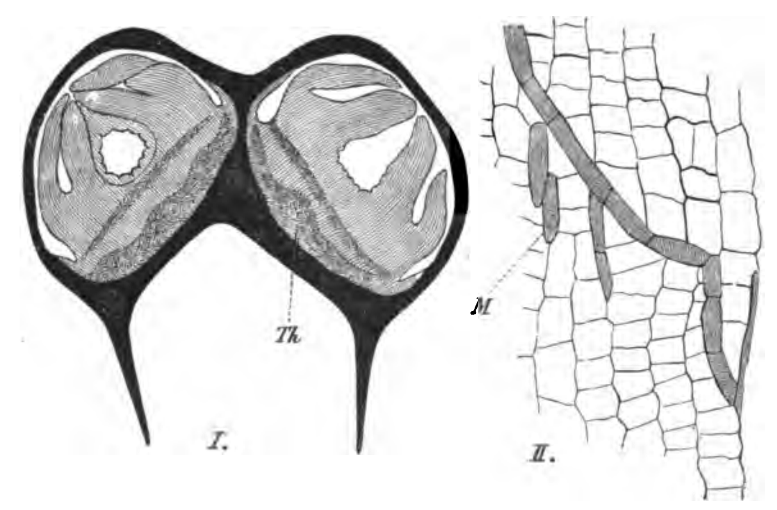


Fig. 91. Pilostyles Hausknechtii Solms. I. Querschnitt durch den Blattgrund von Astragalus leiocladus mit den beiden Floralpolstern des Parasiten (schwach vergrössert). II. Längsschnitt durch das Mark von Astragalus mit den Mycelfäden des Parasiten. Nach Solms-Laubach.

eigentlichen Vegetationsorgane der Pflanze betrifft, so sucht man hier vergebens nach Stengeln, Blättern und Wurzeln. An Stelle dieser Organe tritt ein aus zahlreichen verzweigten Zellfäden bestehender Thallus auf, der einem Pilzmycel vergleichbar ist. Derselbe durchzieht die sämmtlichen Gewebe des Nährsprosses bis knapp unter den Vegetationsscheitel; hauptsächlich breitet er sich im Marke aus (Fig. 91 *II*), doch dringen seine Aeste auch in die Gefässbündel, durchsetzen die Markstrahlen und verzweigen sich in den Geweben der Rinde. Natürlich schliessen sich die Myceläste auch an die Floralpolster an, welchen sie die aufgenommenen Baustoffe zuführen.

Die Vegetationsorgane der Rafflesiaceen sind demnach ein lehrreiches Beispiel für die allgemeine Thatsache, dass die Aehnlichkeit der äusseren Lebensbedingungen bei systematisch weit abstehenden Pflanzen eine oftmals überraschende Aehnlichkeit der morphologischen Verhältnisse zur Folge hat.

IV. Das Absorptionssystem der Thallophyten.

Die meisten Algen nehmen mit ihrer gesammten Oberfläche Nährstoffe auf. ein besonderes Absorptionssystem ist demnach in der Regel nicht entwickelt. Die so mannigfachen wurzelähnlichen Organe dieser Pflanzen haben so gut wie ausschliesslich eine blos mechanische Bedeutung als Haftorgane. Einzelne Algenarten zeigen eine terrestrische Lebensweise, wie z. B. das zu den Siphoneen gehörige Botrydium granulatum; die im Boden wurzelnden, reichverzweigten »Rhizoiden« dieser Pflänzchen fungiren natürlich zugleich als Absorptionsorgane. — In wie weit bei den höher entwickelten Algen, den Florideen und Phäophyceen, die mannigfachen Haargebilde der Nährstoffaufnahme dienen, wäre noch näher zu untersuchen.

Bei den Pilzen beeinflusst die Function der Stoffaufnahme in auffallend hohem Maasse den Bau und die Gestalt des ganzen Vegetationsapparates. Schon in der Einleitung zu diesem Abschnitte wurde hervorgehoben, dass die reichverzweigten Fadenmycelien der Pilze geradezu als das Absorptionsgewebe dieser Pflanzen bezeichnet werden können. Wenn das Mycelium in Form von mehr oder minder dicken Strängen entwickelt ist, wie bei den Phalloideen, vielen Lycoperdaceen, Agaricineen u. a., so fungiren vom Strangkörper abstehende, haarartige Hyphenzweige als Absorptionssystem; dieselben können direct mit Wurzelhaaren verglichen werden. Bei den Flechtenpilzen entspringen der dem Substrate zugekehrten Seite des Thallus zahlreiche Rhizoid-Hyphen, die gleichfalls wie Wurzelhaare fungiren. Bei manchen Formen sind sie zu starken Strängen, den sog. Rhizinen vereinigt.

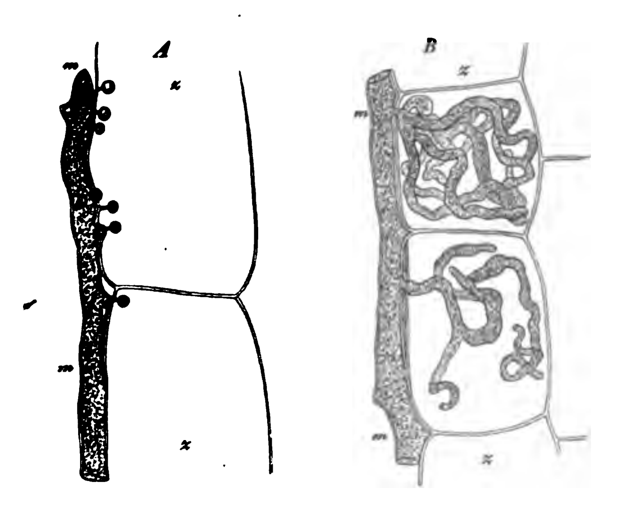


Fig. 92. *A m* Mycelschlauch von Cystopus candidus im Mark von Lepidium sativum, mit knopfförmigen Haustorien. *B m* Mycelschlauch von Peronospora calotheca im Mark von Asperula odorata, mit reich verzweigten Haustorien; *z—z* Wirthzellen. Nach de Bary.

Von vielen Schmarotzerpilzen, z. B. den Peronosporeen, Uredineen, Erysi-

pheen u. a., werden behufs der Nahrungsaufnahme Haustorien gebildet, die in das Innere der Wirthzellen eindringen. Dieselben sind bei einfacherer Ausgestaltung grössere oden kleinere Blasen, welche durch einen dünnen, die Zellwand durchsetzenden Stiel mit dem betreffenden Ast des Mycels verbunden sind (verschiedene Erysipheen, Cystopus candidus). Ein vollkommenerer Typus ist der der reichlich verzweigten oder gelappten Haustorien, die eine weit grössere Oberfläche besitzen (Erysiphe graminis, Peronospora parasitica). Hieran schliessen sich die aus ungemein zarten Fadenbüscheln bestehenden Saugorgane von Piptocephalis freseniana und verwandten Formen, die auf grösseren Mucorineen schmarotzen.

Anmerkungen.

1) Fr. Schwarz, Die Wurzelhaare der Pflanzen, ein Beitrag zur Biologie und Physiologie dieser Organe. Habilitationsschrift, Breslau 1883. (Aus dem I. Band der Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen.) — Vgl. ferner: Persecke, Ueber die Formveränderung der Wurzel in Erde und Wasser, Diss. Leipzig, 1877; E. Mer, Recherches expérimentales sur les conditions de développement des poils radicaux, Comptes rendus, T. 88, 1879. Westermaier und Ambronn, Ueber eine biologische Eigenthümlichkeit der Azolla caroliniana, Abh. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg Bd. XXII. Van Tieghem, Sur les poils radicaux géminés, Annales des sciences nat. VII. S. T. VI. 1887.

2) G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887, p. 54 ff. (Experimentelles über die Art des Längenwachsthums der Wurzelhaare.)

3) J. Sachs, Bot. Ztg. 1860, p. 117; Derselbe, Experimental-Physiologie, 1865, p. 170, 182, 188. — Vgl. ferner Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 1881, I. Bd. p. 70—84.

4) E. Warming, Bot. Ztg. 1883 Nr. 12; Briosi, Sopra un organo di alcuni embryoni vegetali, 1882.

5) W. P. Schimper, Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses, 1848 p. 18 ff. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, Heft II p. 36, Heft III p. 37, Heft VI (die Marchantieen) p. 19; Derselbe, Studien über Entwickelung der Farne, Sitzungsber. der Wiener Acad. 80. Bd. 1879; A. Zimmermann, Ueber die Einwirkung des Lichtes auf den Marchantienthallus, Arb. des bot. Inst. in Würzburg, II. Bd. p. 665. — Vgl. ferner Sachs, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. p. 36—39 u. p. 528 ff.; Goebel, Die Muscineen in Schenk's Handbuch der Botanik, II. Bd. Breslau 1881; G. Haberlandt, Unter den Geotropismus der Rhizoiden von Marchantia u. Lunularia, Oesterr. bot. Zeitschrift, 1892.

6) Fr. Unger, Versuche über die Function der Luftwurzeln der Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Math. naturw. Cl. Bd. XII 1854; Derselbe, Anatomie u. Physiologie der Pflanzen, 1855 p. 306, 307. Duchartre, Expériences sur la végétation des plantes épiphytes, Journal de la soc. imp. et centrale d'horticulture 1856, p. 67. Oudemans, Ueber den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen, Abhandl. der Amsterdamer Acad. 1861. Chatin, Anatomie des plantes aëriennes de l'ordre des Orchidées, Mém. d. soc. d. scienc. nat. de Cherbourg, 1856 p. 7. Leitgeb, Die Luftwurzeln der Orchideen, Denkschriften der Wiener Academie, Math.-naturw. Classe, 24. Bd. p. 179 ff. 1864; Derselbe, Zur Kenntniss der Hartwegia comosa Nees., Sitzungsber. der Wiener Acad. 49. Bd. 1864; Derselbe, Ueber kugelförmige Zellverdickungen in der Wurzelhülle einiger Orchideen, ebenda, 49. Bd. 1864.

A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerika's, Jena 1888 p. 46 ff., K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Theil Marburg 1889, p. 188 ff.. E. P. Meinecke, Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen, Flora, 78. Bd. 1894 p. 133 ff.

Betreffs der Exodermis vgl. auch Fr. v. Höhnel, Ueber den Kork und verkorkte Gewebe überhaupt, Sitzungsber. der Wiener Akad. 76. Bd. I. Abth. 1877.

7) H. v. Mohl, Ueber die porösen Zellen von Sphagnum, Vermischte Schriften p. 294 ff. Fr. Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze, Inauguraldissertation 1884. E. Russow, Zur Anatomie, resp. physiol. und vergl. Anatomie der Torfmoose, Schriften der Naturforscher-Gesellschaft zu Dorpat, III. Bd. 1887. W. Lorch, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Laubmoose, Flora 1894 p. 424 ff.

8) Ausführliche Sammelreferate über die Untersuchungen betreffs der Wasseraufnahme der Pflanzen durch die Blätter sind von Osterwald (Wissensch. Beilage zum Programm des städt. Gymnasiums in Berlin, Ostern 1886) und Burgerstein (XXVII. Jahresbericht des Leopoldstädter Communalgymnasiums in Wien, 1891) veröffentlicht worden. Hier mögen blos einige neuere Arbeiten citirt werden: A. N. Lundström, Pflanzenbiologische Studien, I. Die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Thau, Upsala 1884. N. Wille, Kritische Studien über die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Thau, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Cohn, Bd. IV, Breslau 1887. J. Wiesner, Studien über das Welken von Blüthen und Laubsprossen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 86 I. Abth. 1883. A. F. W. Schimper, Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens, Bot. Centralbl. Bd. XVII 1884; Derselbe, Die epiphytische Vegetation Amerika's, Jena 1888 p. 66 ff. G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt, Berlin 1887 p. 31 ff. Emily Gregory, Comparative anatomy of the filz-like haircovering of leav-organs, Zürich 1886.

9) J. Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Gräser, Bot. Ztg. 1862; Derselbe, Zur Keimungsgeschichte der Dattel, Bot. Ztg. 1862. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze, Wien 1877, p. 39 ff. u. 87 ff.; Derselbe, Die Kleberschicht des Grasendosperms etc., Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1890. G. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Arbeiten des bot. Instituts in Tübingen, I, 1885 p. 561 ff. Ebeling, Die Saugorgane bei der Keimung endospermhaltiger Samen, Flora 1885; Brown und Morris, Researches on the Germination of some of the Gramineae, Journal of the Chemical Society 1890 V. 57. p. 458 ff. A. Tschirch, Physiologische Studien über die Samen, insbesondere die Saugorgane derselben, Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IX, 1891, p. 143 ff. M. Treub, Notes sur l'embryogénie de quelques Orchidées, Natuurkund. Verhandl. d. koninkl. Acad. Amsterdam T. XIX 1879; Derselbe, Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, V. III p. 79 ff. E. Warming, Tropische Fragmente II. Engler's Jahrb. IV. Bd. 1883 p. 517 ff. G. Haberlandt, Ueber die Ernährung der Keimlinge und die Bedeutung des Endosperms bei viviparen Mangrovepflanzen, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg V. XII 1893 p. 91 ff. — H. Leitgeb, Untersuchungen über die Lebermoose, V. Heft, Taf. I. Fig. 2 u. 3, Taf. III. Fig. 9, 10 u. 11, Taf. IV. Fig. 4c, 10a, 10b, 11. S. H. Koorders, Morphologische und physiologische Embryologie von Tectona grandis L., Engler's Jahrbücher 21. Bd. IV. Heft.

10) Fr. Kamienski, Die Vegetationsorgane der Monotropa hypopitys, Bot. Ztg. 1881 p. 457 ff. A. B. Frank, Ueber die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1885; Derselbe, Ueber neue Mykorrhizaformen, ebenda, 1887; Derselbe, Ueber die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza, ebenda 1888. Schlicht, Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorrhizen, Landw. Jahrb. 1889. Fr. Johow, Die chlorophyllfreien Humusbewohner Westindiens, Pringsheim's Jahrb. Bd. XVI p. 415 ff. G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, VI. Ueber saprophytische Laubmoose, Pringsheim's Jahrb. Bd. XVII p. 476 ff.

11) Die Mykorrhiza der Cupuliferen, Betulaceen, Coniferen und der Monotropaceen wird von Frank als »ektotrophische Mykorrhiza« bezeichnet. Bei den Ericaceen, Epacrideen und Empetraceen, grünen und nicht grünen Orchideen (Neottia nidus avis, Corallorhiza innata, Epipogon Gmelini, Wullschlaegelia) ferner bei einigen anderen chlorophylllosen Humusbewohnern (den Burmanniaceen Burmannia, Apteria und Thismia, den Gentianaceen Voyria



und Cotylanthera) wird die äusserste Zellschicht oder auch das Rindengewebe der Wurzeln, resp. Rhizome von Pilzen bewohnt, die in den einzelnen Zellen des Wirthes dichte Hyphenknäuel bilden. Verhältnissmässig nur wenige Hyphen treten in das umgehende Erdreich aus. Dies ist die »endotrophische Mykorrhiza« Frank's. Die Bedeutung dieser Symbiose wird von dem genannten Forscher darin erblickt, dass das lebende Plasma der Wirthzellen die darin enthaltenen Pilzknäuel aussaugen soll; er bezeichnet demnach die betreffenden Pflanzen als »pilzverdauende Pflanzen«. Selbst unter der Annahme, dass diese Auffassung richtig ist, (worüber man aber getheilter Ansicht sein kann), so kommt doch in diesen Fällen dem Pilze als Absorptionsgewebe der Wurzel nur eine untergeordnete Bedeutung zu. Dies geht schon daraus hervor, dass die Orchideen (auch Corallorhiza und Epipogon) typische Wurzelhaare besitzen.

12) H. Graf zu Solms-Laubach, Ueber den Bau und die Entwickelung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen, Jahrbücher für wissensch. Bot. VI. Bd. 1868, p. 509 ff.; Derselbe, Ueber den Thallus von Pilostyles Hausknechtii, Bot. Ztg. 1876. — Ludwig Koch, Die Klee- und Flachsseide, Heidelberg, 1880; Derselbe, Die Entwickelungsgeschichte der Orobanchen, mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Culturpflanzen, Heidelberg 1887; Derselbe, Zur Entwickelungsgeschichte der Rhinanthaceen, Pringsheim's Jahrb. Bd. XX, 1888 und Bd. XXII, 1891. M. Leclerc du Sablon, Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites, Annales des sciences nat. S. VII. T. VI. 1887. E. Heinricher, Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten, Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII Heft 2.

13) Vgl. de Bary, Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, Leipzig 1884 p. 18 ff.

Sechster Abschnitt.

Das Assimilationssystem.

I. Allgemeines.

In der Pflanzenphysiologie wird der Ausdruck »Assimilation« in einem weiteren und einem engeren Sinne angewendet. Man kann unter der Assimilation, so wie in der Thierphysiologie, alle Stoffmetamorphosen verstehen, durch welche vom Organismus aufgenommene Stoffe in Körperbestandtheile desselben verwandelt werden, mögen die ersteren organischer oder anorganischer Natur sein. In diesem Sinne sprechen Schleiden, Pfeffer, Wiesner u. a. von der Assimilationsthätigkeit. Man kann aber auch mit Sachs diese Bezeichnung auf den fundamentalsten und merkwürdigsten aller Assimilationsvorgänge beschränken, nämlich auf die Production organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser unter Abscheidung von Sauerstoff. Während im weiteren Sinne des Wortes alle Pflanzen assimiliren, mögen sie Chlorophyll führen oder nicht, ist die Assimilation im engeren Sinne eine ausschliessliche Eigenthümlichkeit der grünen, chlorophyllhaltigen Gewächse. —

Wenn wir uns an die erste, allgemeinere Definition des Begriffes halten, so kann von einem bestimmten Assimilationssystem nicht gesprochen werden. Selbst wenn man von der Assimilation jener Nahrungsstoffe absieht, welche nach der Verbrennung des Organismus als Aschenbestandtheile zurückbleiben, und ausschliesslich jene Nährstoffe im Auge behält, welche zur Synthese der Kohlehydrate und Eiweisssubstanzen nothwendig sind, so ist der Begriff des Assimilationssystems deshalb noch nicht präciser geworden. Nachdem durch das Experiment gezeigt wurde, dass zur Bildung von Eiweisssubstanzen das Chlorophyll entbehrlich ist, kann a priori keiner lebenden Zelle des Pflanzenkörpers, möge sie was immer für einem Gewebesystem angehören, die Fähigkeit zur Eiweisssynthese abgesprochen werden. Eine andere Frage ist es freilich, ob sich thatsächlich alle lebenden Zellen der Pflanze an der Bildung jener Stickstoffverbindungen gleichmässig betheiligen, oder ob auch in Bezug auf diese wichtige Function das Princip der Arbeitstheilung durchgreift und eine bestimmte Gewebeart in erster Linie als eiweissbildendes Gewebe thätig ist. Letzteres ist zwar wahrscheinlich, aber nicht bewiesen, und so bleibt uns bis auf weiteres nichts anderes übrig, als lediglich die Production der Kohlehydrate, oder richtiger, die Assimilation in dem oben angegebenen engeren Sinne des

Wortes ins Auge zu fassen und das hierfür bestimmte Gewebe eingehend zu studiren. Nachdem die grössere oder geringere Assimilationsthätigkeit einer Zelle in der Grösse ihres Chlorophyllgehaltes (unter sonst gleichen Umständen) einen ziemlich genauen Maassstab findet, so ist für die Abgrenzung des Assimilationssystems im engeren Sinne ein bestimmter Anhaltspunkt gewonnen, welcher zwar nicht ausreichend ist, allein die Untersuchung doch sehr erleichtert.

Nicht jede chlorophyllführende Zelle ist schon dem Assimilationssystem beizuzählen, ebensowenig wie jede derbwandige Zelle ohne weiteres als mechanisches Element zu betrachten ist. Dieselbe Forderung, welche beim Haut- und beim Skeletsysteme erhoben wurde, ist auch hier zu wiederholen: nur jene grüne Zelle, deren Hauptfunction in der Assimilationsthätigkeit besteht, ist eine Assimilationszelle im eigentlichen Sinne des Wortes. Auf dieser Forderung ist in diesem Falle um so entschiedener zu beharren, als die Kohlenstoff-Assimilation ihrer physiologischen Wichtigkeit halber eine der verbreitetsten Nebenfunctionen anderer Gewebesysteme ist. Die äusseren und inneren Bedingungen der Chlorophyllbildung sind sehr bald gegeben, und so können im Pflanzenkörper an den verschiedensten Orten, in Haaren, Epidermiszellen, Bast- und Collenchymzellen, Parenchymscheiden etc. Chlorophyllkörner entstehen, welche eine für unsere Betrachtung nebensächliche, für den Haushalt der Pflanze aber nicht ganz belanglose Verstärkung ihres gesammten Chlorophyllapparates bedeuten.

Um also eine bestimmte Zelle als Assimilationszelle zu charakterisiren, genügt es nicht, auf ihren grösseren oder geringeren Chlorophyllgehalt hinzuweisen. Die Zelle muss noch andere Bedingungen erfüllen, welche auf ihren anatomischen Bau und ihre Anordnung Bezug nehmen und dadurch die Herrschaft gewisser oberster Bauprincipien erkennen lassen, nach welchen die Pflanze ihr Assimilationssystem aufbaut.

II. Die assimilirenden Zellen.

A. Die Zellformen und Zellwände.

Die Zellformen des Assimilationssystems sind ziemlich mannigfaltig. In den einfachsten Fällen besitzen die Assimilationszellen eine isodiametrische, zur Abrundung neigende Gestalt. Weitaus häufiger dagegen sind sie nach einer bestimmten Richtung gestreckt und nehmen dann schlauchartige, cylindrische Formen an; in welcher Weise diese Streckung der Zellen mit ihrer Function zusammenhängt, soll später gezeigt werden. Ihre Orientirung zur Oberfläche des assimilirenden Organs kann eine verschiedene sein. Zuweilen sind sie parallel zur Blattoberfläche gelagert und in Bezug auf das ganze Organ entweder längsgestreckt (Elodea canadensis, Galanthus nivalis, Leucojum vernum) oder quergestreckt (Iris germanica, Tritonia- und Gladiolus-Arten, Erythronium dens canis). Weitaus häufiger nehmen sie aber eine zur Oberfläche des Organs rechtwinkelige, bisweilen auch schräge Stellung ein und werden in diesem Falle schon seit langem als Palissadenzellen bezeichnet. Das Verhältniss ihrer Länge (oder

Höhe) zur Breite ist ein sehr verschiedenes. Es giebt kurze Palissadenzellen, welche kaum höher als breit sind, und andererseits auch sehr schlanke Formen, deren Höhe 10—12mal die Breite übertrifft. Hieran schliessen sich die stumpfkegelförmigen Trichterzellen, welche mit ihrem weiteren Ende fast immer der Epidermis aufsitzen, während das schlankere Ende mit den Zellen des Schwammparenchyms in Verbindung tritt. Als eine merkwürdige und für die Erklärung der Palissadenzellform wichtige Abweichung von der typischen Ausbildung sind die Armpalissadenzellen zu erwähnen, bei welchen die einzelnen Palissaden nicht ganze Zellen, sondern blos Zellarme vorstellen. Hier muss nur noch betont werden, dass die Palissadenzellen blos einen durch ihre Anordnung charakterisirten Specialfall in der Gruppe der schlauchförmig gestreckten Assimilationszellen bilden, ein Umstand, der bei allen Versuchen, die Gestalt und Orientirung der Palissadenzellen physiologisch zu erklären, wohl zu beachten ist.

Die Armpalissadenzellen vermitteln den Uebergang zu den tafelförmig-polyedrischen Assimilationszellen verschiedener Coniferen (Pinus, Cedrus) und Gramineen, welche mit mehr oder weniger tief in das Zelllumen vorspringenden Membranfalten versehen sind.

Schliesslich wäre in dieser Aufzählung der Zellformen des Assimilationssystems auch noch der Elemente des Schwammparenchyms zu gedenken, welche von vielarmiger, oft sternförmiger Gestalt sind und deren Assimilationsthätigkeit gewöhnlich zu einer blossen Nebenfunction herabsinkt.

Die Wandungen der Assimilationszellen sind meistens dünn und zart, hier und da mit einfachen Tüpfeln versehen, wie z. B. im rundzelligen Chlorophyllparenchym succulenter Pflanzen, im Mesophyll der Cycadeenfiedern und im grünen Parenchym der Ruscus-Cladodien. — Partielle Wandverdickungen sind im Assimilationssystem selten. Am bekanntesten sind wohl die längsfaserförmigen Verdickungen der Palissadenzellwände in den Cycas-Blättern, welche offenbar den Zweck haben, die Säulenfestigkeit der zartwandigen Palissaden zu erhöhen und das ganze Gewebe gegen radialen Druck zu schützen.

B. Die Chloroplasten.

1. Gestalt und Bau der Chloroplasten[1]). Bei den Algen, speciell den Chlorophyceen, ist die Gestalt der Chlorophyllkörper noch eine sehr variable. Im einfachsten Falle besitzt jede Zelle einen einzigen, grossen Chloroplasten, von scheiben-, mulden- oder plattenförmiger Gestalt, welcher entweder der Zellwand anliegt (Palmellaceen, Ulva, Enteromorpha, Coleochaete) oder in der Mitte des Zelllumens ausgespannt ist (Mougeotia). Bei höherer Differenzirung ist dieser einzige scheibenförmige Chloroplast mit lappigem, unregelmässig gezacktem Rande versehen, nicht selten auch gitterförmig durchbrochen (Oedogonium, Cladophora arcta). Bisweilen erscheinen die Chlorophyllkörper in Gestalt von Bändern, welche gerade, gebogen oder geschlängelt sein können, oder, wie die schraubenförmigen Chlorophyllbänder der Spirogyra-Arten, mit nach innen vorspringenden Leisten versehen sind. Bei Zygnema cruciatum endlich besitzen die Chlorophyllkörper eine sternförmige Gestalt; in jeder Zelle

sind zwei solcher Sterne ausgespannt und durch eine farblose, den Zellkern enthaltende Plasmabrücke miteinander verbunden.

Diesen so mannigfaltigen Formen gegenüber besitzen die Chlorophyllkörper in den weitaus häufigsten Fällen, bei der Mehrzahl der Algen und fast allen Moosen, Pteridophyten und Phanerogamen eine rundliche, linsenförmige, oder bei dichter Lagerung polygonale Gestalt und werden dann als Chlorophyllkörner bezeichnet (Fig. 94). In den eigentlichen Assimilationszellen treten sie stets in grösserer Anzahl auf und bilden einen die Zellwände mehr oder minder vollständig auskleidenden Chlorophyllbeleg.

Bei den höher entwickelten Pflanzen, von den Archegoniaten aufwärts, kommen nur wenige Ausnahmen von der Zertheilung des Chlorophyllapparates der assimilirenden Zellen in zahlreiche Chlorophyllkörner vor. Eine dieser Ausnahmen wird von der Lebermoosgattung Anthoceros gebildet, welche in jeder assimilirenden Thalluszelle blos einen einzigen muldenförmigen Chloroplasten aufweist. Im Sporogon von Anthoceros lässt sich jedoch, wie Schimper bemerkt hat, die erste Andeutung der Zersplitterung des bisher vereinzelten Chromatophors beobachten; die meisten Zellen enthalten nämlich zwei, diejenigen der Epidermis sogar mehrere Chloroplasten. Die zweite bisher bekannte Ausnahme wird von der Gattung Selaginella repräsentirt. Wie ich beobachtet habe, enthalten die trichterförmigen Assimilationszellen von Selaginella Martensii und grandis nur je einen einzigen, grossen muldenförmigen Chlorophyllkörper welcher in der unteren Hälfte der Zelle die Wandungen ringsum vollständig auskleidet (Fig. 93 *A*). Bei Selaginella Kraussiana treten in jeder Assimilationszelle 1—2 Chloroplasten auf, bei S. caesia sind durchgehends 2 vorhanden, welche nach ihrer Lagerungsweise den beiden Hälften eines einzigen muldenförmigen Chloroplasten entsprechen (Fig. 93 *B*). Bemerkenswerth ist, dass in den basalen Theilen der Laubblätter die Chlorophyllkörper mehr oder minder tief eingeschnürt und häufig sogar in mehrere Chloroplasten zerfallen sind. Auch hier macht sich also wie bei Anthoceros die Neigung zu einer Zersplitterung des ursprünglich einzigen Chlorophyllkörpers geltend.

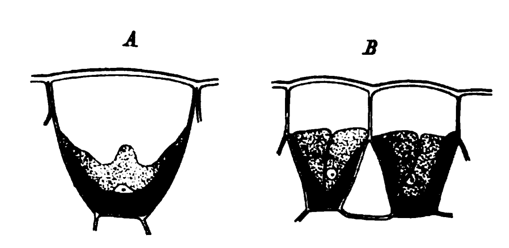


Fig. 93. *A* Assimilationszelle von Selaginella Martensii mit einem einzigen muldenförmigen Chloroplasten. *B* Assimilationszellen von S. caesia mit je zwei Chloroplasten.

Wenn man die verschiedenen Formen der Chlorophyllkörper überblickt, so gewinnt man den Eindruck, als hätte die Natur bei den niedersten chlorophyllhaltigen Pflanzen zunächst verschiedene Formen von Chloroplasten gebildet, um dieselben hinsichtlich ihrer Functionstüchtigkeit auszuproben und dann bei der Weiterentwickelung der Pflanzenformen ausschliesslich von dem zweckentsprechendsten Modelle Gebrauch zu machen. In der That lässt sich leicht zeigen, dass die Ausbildung des Chlorophyllapparates einer Zelle in Form von zahlreichen Chlorophyllkörnern am vortheilhaftesten ist. Da der functionirende Chloroplast zunächst die in das Zellinnere diffundirende Kohlensäure zu absorbiren hat, so wird unter sonst gleichen Umständen die Absorption dieses

Nährmaterials um so rascher und vollständiger erfolgen, je grösser die absorbirende Oberfläche ist. Die grösstmögliche Oberfläche wird aber durch Zertheilung des Chlorophyllapparates in zahlreiche kleine Körner erzielt. — Mit dieser Ausbildung der Chlorophyllkörper sind aber noch andere Vortheile verbunden: Eine grössere Beweglichkeit des ganzen Apparates, welche, wie wir später hören werden, im Dienste der Assimilationsthätigkeit steht, ein erleichtertes Auswandern der Assimilationsproducte und eine vollständigere Durchleuchtung, die bei schwachen Lichtintensitäten wohl ins Gewicht fallen dürfte.

Bei verschiedenen Pflanzen besitzen die Chloroplasten die Fähigkeit, ihre Gestalt in Folge äusserer Einflüsse, besonders von Lichtreizen, zu verändern. Am häufigsten lässt sich dies an den Chlorophyllkörnern der Palissadenzellen beobachten. In schwach diffusem Licht runden sich dieselben ab und ragen halbkugelförmig in das Zelllumen hinein. Im Sonnenlichte dagegen erscheinen sie abgeflacht, von scheibenförmiger Gestalt und sind der Zellwand dicht angeschmiegt.

Was den inneren Bau der Chloroplasten anlangt, so nimmt man seit den Untersuchungen Pringsheim's, A. Meyer's und Schimper's wohl allgemein an, dass bei den höher entwickelten Pflanzen die protoplasmatische Grundlage des Chloroplasten ein farbloses schwammartiges Gerüst darstellt, das Stroma, welchem zahlreiche grüne zähflüssige Tröpfchen oder Körnchen, die Grana, eingebettet sind. Sehr deutlich lässt sich diese granuläre Structur z. B. bei den Orchideen und Farnprothallien beobachten. In den Chloroplasten der Algen sind die Grana entweder überaus klein, oder es sind solche überhaupt nicht nachzuweisen; das Gleiche gilt für die Chloroplasten von Anthoceros. — Bei Wasserzutritt lässt sich an manchen Chloroplasten eine eigenthümliche krummradiale Streifung wahrnehmen, welche zuerst von Rosanoff bei Bryopsis, von Schimper bei Anthoceros und verschiedenen anderen Pflanzen, von mir besonders deutlich bei Selaginella Martensii beobachtet wurde. Was für innere Structurverhältnisse dieser Streifung aufquellender Chloroplasten zu Grunde liegen, bleibt noch näher zu untersuchen.

Auf die chemischen und optischen Eigenschaften der in den Chloroplasten enthaltenen Farbstoffe kann hier ebensowenig eingegangen werden, wie auf die Rolle, welche dieselben beim Assimilationsprocesse spielen, da es sich hierbei um rein physiologische Dinge handelt. Nur so viel möge erwähnt werden, dass in den Chloroplasten ein grüner und ein gelber Farbstoff, das Chlorophyllgrün und Chlorophyllgelb (Cyanophyll, Reinchlorophyll und Xanthophyll früherer Autoren) enthalten ist, deren exacte Trennung und Reindarstellung in neuerer Zeit gelungen zu sein scheint. Das Chlorophyllgelb ist nach den Angaben Hansen's u. A. mit dem Farbstoff vieler Chromoplasten, speciell jenem der gelben Rübe identisch, und wird deshalb jetzt gewöhnlich als Carotin bezeichnet. — In den assimilirenden Chromatophoren der nicht grünen Algen treten neben dem Chlorophyll noch andere Farbstoffe auf, so bei den Florideen das rothe Phycoerythrin, welches von Molisch als eine krystallisirbare, eiweissartige Substanz erkannt wurde, bei den Phäophyceen das braune Phycophäin, bei den Diatomaceen das goldgelbe Diatomin.

Die Chlorophyllkörper sind in zahlreichen Fällen mit verschiedenartigen, geformten Einschlüssen versehen, von welchen die Stärkeeinschlüsse[2])

die weitaus häufigsten und wichtigsten sind. Dieselben treten gewöhnlich in Form von zusammengesetzten Körnern auf; die einzelnen Theilkörnchen sind mehr oder minder zahlreich und, so lange sie noch sehr klein sind, durch grünes Plasma vollständig von einander getrennt. Wenn die Stärkeeinschlüsse zu beträchtlicher Grösse heranwachsen, so kann schliesslich die Substanz des Chlorophyllkorns nur mehr einen dünnen Ueberzug der Einschlüsse bilden oder anscheinend ganz durchbrochen werden. Dass letzteres wirklich stattfindet, wird aber von Arth. Meyer bezweifelt. Die physiologisch-entwickelungsgeschichtlichen Beziehungen dieser Stärkeeinschlüsse zu den betreffenden Chlorophyllkörpern sind verschieden. Entweder ist die zum Aufbau des Stärkeeinschlusses verwendete Substanz ein Assimilationsproduct des Chloroplasten oder seine Thätigkeit beschränkt sich darauf, aus einem ihm in gelöster Form zugeführten Kohlehydrate, speciell aus Zucker, in seinem Inneren Stärke zu bilden. Aus dem blossen Vorhandensein von Stärkeeinschlüssen in den Chlorophyllkörpern darf demnach noch nicht auf eine vorausgegangene Assimilationsthätigkeit derselben geschlossen werden. Und umgekehrt kann bei sehr lebhafter Assimilation die Entstehung grösserer Stärkeeinschlüsse vollkommen unterbleiben, sobald nur die Assimilationsproducte sofort nach ihrer Entstehung abgeleitet werden. Dies ist z. B. sehr häufig bei den Chlorophyllkörnern der specifischen Assimilationszellen (der Palissadenzellen) der Fall, während die Chlorophyllkörner des Schwammparenchyms, der Stengelrinde etc. trotz geringerer Assimilationsthätigkeit die erzeugten Stärkeeinschlüsse länger in sich aufspeichern.

Fast ausnahmslos kommen in den Chloroplasten auch ölartige Einschlüsse in Form grösserer oder kleinerer Tröpfchen vor, welche in Alkohol löslich sind. In der Regel treten sie erst in alternden Pflanzentheilen auf; blos bei Vaucheria sitzen auch schon den jüngeren Chloroplasten Oeltropfen seitlich an und bei den Iris-Arten kann die durch die winzigen Oeltröpfchen bedingte Körnelung der Chromatophoren auf allen Stadien der Entwickelung des Organs beobachtet werden. In der Regel werden die Oeleinschlüsse als nutzloses Degradationsproduct der alternden Chloroplasten aufzufassen sein; doch ist nicht ausgeschlossen, dass sie in manchen Fällen (vielleicht bei Vaucheria) ein Assimilationsproduct vorstellen.

Auch Eiweisskrystalle (Krystalloide) sind in den Chloroplasten verschiedener Pflanzen gefunden worden, (Phajus grandifolius, Zingiber officinale, Pellionia Daveauana u. a.). Nach den Untersuchungen Stock's scheinen sie die Bedeutung eines Reservestoffes zu besitzen. — Im Anschluss hieran sind auch die für die Chloroplasten der Algen und von Anthoceros charakteristischen Pyrenoide zu erwähnen, welche nach Schimper sehr häufig aus je einem Eiweisskrystall bestehen; bisweilen wird derselbe noch von einer proteinartigen Hüllmasse umgeben. In manchen Fällen besitzen die Pyrenoide keine krystallinische Structur (Zygnema, Cosmarium). Um die Pyrenoide herum treten häufig hohlkugelige Schichten aus kleineren, miteinander verwachsenden Stärkekörnern auf.

2. Die Lagerung der Chloroplasten in der Zelle[3]). In den meisten Fällen lässt die Lagerung der Protoplasten in der Zelle bestimmte Beziehungen zu den übrigen Theilen des Protoplasten und zu den verschiedenen Theilen der Zellmembran erkennen. Diese durch innere Gründe bedingte Lagerungsweise,

welche direct oder indirect mit ihrer Function zusammenhängt, ist aber in der Regel keine constante. Sie wird vielmehr durch verschiedenartige äussere Einflüsse, worunter das Licht die Hauptrolle spielt, bestimmten Veränderungen unterworfen; auch diese Umlagerungen der Chlorophyllkörper sind in der Regel mit einem bestimmten biologischen Vortheil verbunden.

Wir wollen zunächst die durch innere Gründe bedingte Lagerungsweise ins Auge fassen. Fast immer sind die Chloroplasten möglichst peripher gelagert, der Zellwand oder, genauer gesagt, der Hautschicht des Protoplasten angeschmiegt. Die Chlorophyllkörner treten dabei stets nur in einer einzigen Lage auf. Durch diese Vertheilung wird eine möglichste Ausnutzung des Lichtes erzielt und auch der Assimilationsgaswechsel erleichtert. Auf diesen letzteren Umstand ist es ferner zurückzuführen, wenn im Assimilationsgewebe der höher entwickelten Pflanzen die Chlorophyllkörner bei nicht zu dichter Lagerung ausschliesslich oder doch vorwiegend den an die lufterfüllten Intercellularräume grenzenden Wandungstheilen angeschmiegt sind; sie befinden sich hier eben in der für die Absorption der Kohlensäure günstigsten Lage. Sehr schön lässt sich diese Lagerung z. B. in den Blattrosetten von Sempervivum beobachten. Das Assimilationssystem besteht hier aus senkrecht zur Blattoberfläche orientirten Parenchymlamellen, welche blos eine Zellschicht dick sind und parallel zur Längsachse des Blattes verlaufen; die einzelnen Parenchymlamellen sind durch Intercellularspalten von einander getrennt. Die Chlorophyllkörner treten nun unter normalen Verhältnissen ausschliesslich an denjenigen Wänden auf, welche an die Durchlüftungsräume grenzen; die Fugenwände sind von Chloroplasten ganz entblösst. Auch im specifischen Assimilationsparenchym, dem Palissadengewebe, lässt sich nicht selten beobachten, dass die Chlorophyllkörner ausschliesslich jene Längsstreifen der Seitenwände bekleiden, welche an die benachbarten Luftcanäle grenzen (Leucojum vernum, Echinops exaltatus, Centaurea macrophylla, Cirsium pannonicum und palustre, Fig. 94 *B*).

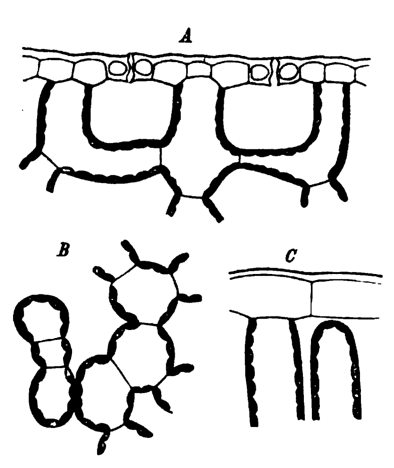


Fig. 94. Lagerung der Chlorophyllkörner in Palissadenzellen. *A* Gekrümmte Pallissaden von Scilla bifolia. *B* Palissadenzellen im Querschnitt von Cirsium pannonicum, *C* Palissaden von Brassica Rapa. (Vgl. den Text.)

So wie die Chlorophyllkörner im Assimilationsgewebe bestimmte Wandungstheile bevorzugen, so suchen sie andere zu vermeiden. Im Palissadengewebe sind meinen Beobachtungen nach diejenigen Zellwände, durch welche hindurch ein regelmässiger Stoffverkehr stattfindet, von Chlorophyllkörnern entblösst; es sind dies die Querwände, durch welche einerseits, von der Epidermis oder dem Wassergewebe her, ein Wasserstrom fliesst und andererseits, gegen das stoffableitende Schwamm- und Leitparenchym zu, die auswandernden Assimilationsproducte strömen. Dass hierbei nicht die Orientirung der Querwände

zur Organoberfläche das maassgebende ist, geht daraus hervor, dass, wenn die Palissadenzellen mit ihrem oberen Ende in eine lufterfüllte Athemhöhle hineinragt, auch die betreffende Querwand von Chlorophyllkörnern besetzt ist (Fig. 94 *C*), während andererseits bei gekrümmten Palissadenzellen die unteren Querwände auch dann von Chlorophyllkörnern entblösst sind, wenn sie eine geneigte oder zur Organoberfläche nahezu senkrechte Stellung zeigen (Fig. 94 *A*).

Zu der durch innere Umstände bedingten Lagerungsweise der Chloroplasten gehören auch die localen Beziehungen derselben zum Zellkern. Schon bei den Algen machen sich solche Beziehungen in oft sehr auffallender Weise geltend. Bei Mougeotia liegt der Kern stets der axilen Chlorophyllplatte an und zwar ungefähr in der Mitte einer Breitseite der Platte; bei manchen Spirogyra-Arten sitzt der Kern unmittelbar dem Chlorophyllbande auf; bei anderen Arten mit central suspendirten Zellkernen ist derselbe durch Plasmafäden mit den Pyrenoiden der Chlorophyllkörper verbunden. Unter den höher entwickelten Pflanzen bieten die Selaginellen sehr auffallende hierher gehörige Beispiele dar. In den Trichterzellen von S. Martensii und grandis, welche blos einen einzigen muldenförmigen Chloroplasten besitzen, liegt der Zellkern ausnahmslos am Grunde der Mulde dem Chlorophyllkörper unmittelbar an (Fig. 93 *A*). Nicht minder auffallend ist die constante Anlagerung der Zellkerne an die Chlorophyllketten des Stengelparenchyms der Selaginellen (Fig. 6). Bei den höheren Pflanzen machen sich übrigens diese localen Beziehungen zwischen Zellkern und Chloroplasten (resp. auch Leucoplasten) vorwiegend in solchen Geweben geltend, in welchen Stärke aus anderen Assimilaten gebildet wird, also besonders in jungen Pflanzentheilen und Speichergeweben. Da findet man oft die Chromatophoren rings um den Zellkern angehäuft; sie zerstreuen sich aber wieder, sobald die Stärkekörner in ihnen sehr gross geworden sind. Nach Auflösung dieser letzteren kann dann abermals Anhäufung um den Zellkern erfolgen (Orchis fusca, Adoxa moschatellina nach A. Meyer). Der Zellkern scheint sonach auf die Stärkebildung in den Chromatophoren einen bestimmten Einfluss auszuüben. Dafür spricht u. a. auch die von mir constatirte Thatsache, dass in den muldenförmigen Chloroplasten von Selaginella Martensii die Stärkekörnchen bei geringerem Stärkereichthum nicht gleichmässig vertheilt sind; sie treten vielmehr dicht gedrängt in der Nähe des dem Chlorophyllkörper angelagerten Zellkernes auf, während die übrigen Theile des Chloroplasten vollständig stärkefrei sind. Hierher gehört auch die schon oben erwähnte Beobachtung Pringsheim's, dass bei Spirogyra-Arten mit central suspendirtem Zellkern die von ihm ausstrahlenden Plasmafäden an die Amylumheerde der Chloroplasten ansetzen. Eine analoge Beobachtung habe ich an einer ergrünenden Kartoffel gemacht, in

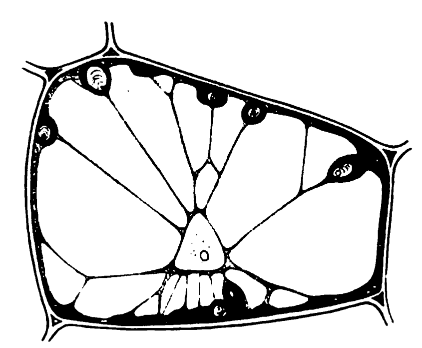


Fig. 95. Peripher gelegene Parenchymzelle einer ergrünenden Kartoffelknolle; vom Kern aus strahlen Plasmafäden gegen die Chloroplasten zu.

welcher die Mehrzahl der vom Kern ausstrahlenden Plasmafäden mit den wandständigen, stärkebildenden Chlorophyllkörnern verbunden war (Fig. 95).

Gehen wir nun zu dem Einfluss äusserer Factoren auf die Lagerung der Chloroplasten über, so ist hier zunächst der vom Licht ausgeübte Einfluss zu erörtern, welcher von Boehm entdeckt, von Frank, Famintzin, Borodin, Stahl, Schimper und mir genauer studirt worden ist.

Schon bei den Algen macht sich dieser orientirende Einfluss des Lichtes geltend. So ist z. B. die Lagerung der axilen Chlorophyllplatten in den cylindrischen Zellen von Mougeotia durchaus keine regellose; wie aus den Versuchen Stahl's überzeugend hervorgeht, orientirt sich nämlich die Chlorophyllplatte jeder Zelle bei schwächerem, diffusem Lichte senkrecht zum Strahlengange des Lichtes (Flächenstellung), bei intensiver Beleuchtung, d. i. bei directer Insolation dagegen fällt ihre Ebene mit der Richtung des Strahlenganges zusammen (Profilstellung). Durch Wechsel der Beleuchtungsverhältnisse gelingt es leicht, die entsprechenden Drehungen der Chlorophyllplatten herbeizuführen. In einem mit wandständigen Chlorophyllkörnern versehenen Vaucheria-Faden dagegen wird die Profil- und Flächenstellung der Chloroplasten durch Verschiebungen längs der Zellwände erreicht. Das Gleiche gilt für die hinteren fadigen Theile der Farnprothallien. Auch in den Palissadenzellen mancher Phanerogamen (Ornithogalum nutans und umbellatum, Scilla bifolia, Viola odorata, Polygonum bistorta, Ranunculus ficaria u. a.) sind die vom Lichte hervorgerufenen Umlagerungen der Chlorophyllkörner eine Function der Intensität und der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen.

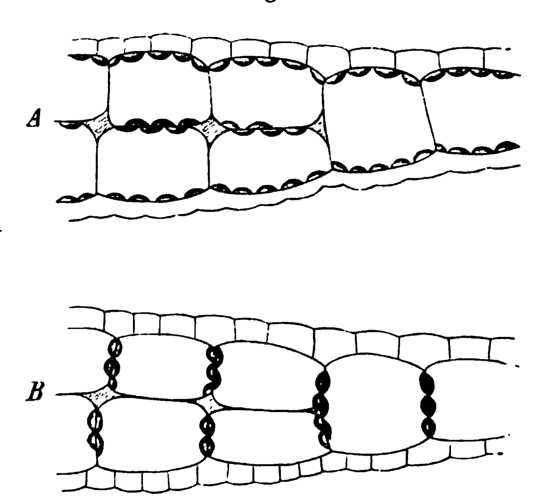


Fig. 96. Querschnitte durch das Laub von Lemna trisulca. *A* Flächenstellung (Tagstellung) der Chlorophyllkörner, *B* Profilstellung der Chlorophyllkörner bei intensivem Licht. (Nach Stahl.)

In den Assimilationszellen der Moosblättchen, Farnprothallien, Wasserlinsen, in den Blättern von Elodea und Vallisneria dagegen, an welchen die vom Lichte abhängigen Lagerungsverhältnisse der Chlorophyllkörner besonders schön zu beobachten sind, müssen dieselben ausschliesslich oder doch vorwiegend als eine Function der Intensität des Lichtes, beziehungsweise der Helligkeitsschwankung betrachtet werden. Die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen kommt entweder gar nicht oder nur in untergeordnetem Maasse zur Geltung. Im schwächeren diffusen Lichte, welches für die erwähnten Objecte die normale Lichtintensität repräsentirt, liegen die Chlorophyllkörner den zur Organoberfläche parallelen Wänden an, wobei besonders die Aussenwände bevorzugt werden; die Seitenwände sind chlorophyllfrei (Fig. 96 *A*). Diese Anordnung wurde von

Frank als Epistrophe bezeichnet. Bei steigender Lichtintensität, z. B. im gedämpften Sonnenlichte verlassen die Chlorophyllkörner die Flächenwände und treten nunmehr auf die Seitenwände hinüber (Fig. 96 *B*); diese zweite Stellungsart hat Frank Apostrophe genannt. Dass dieser Uebertritt auf die Seitenwände unabhängig von der Richtung des Lichteinfalls erfolgt, geht u. a. aus folgendem von mir angestellten Experimente sehr deutlich hervor. Wenn man Farnprothallien mit flächenwandständigen Chlorophyllkörnern im Sonnenlichte auf einem Objectträger um eine horizontale Axe rotiren lässt und somit einen richtenden Einfluss des Strahlenganges ausschliesst, so treten die Chlorophyllkörner trotzdem auf sämmtliche Seitenwände hinüber; die Epistrophe wird in die Apostrophe übergeführt. Da es sich aber hierbei zumeist um Organe handelt, die sich mit ihrer Oberfläche annähernd senkrecht zur Richtung des einfallenden Lichtes orientiren, so entspricht die Epistrophe der Flächenstellung, die Apostrophe der Profilstellung der Chloroplasten und die mit diesen verschiedenen Stellungen verbundenen Vortheile werden ebenso sicher erreicht, als wenn die Umlagerungen der Chlorophyllkörner von der Richtung des Lichteinfalls direct beeinflusst würden. — Bei noch intensiverer Beleuchtung, wie sie durch volle Insolation erzielt wird, kommt eine dichte Lagerungsweise der Chlorophyllkörner zu Stande, welche von Schimper als Systrophe bezeichnet wird: die Chloroplasten lösen sich von den Zellwänden ab und ballen sich zu einem oder mehreren dichten Klumpen zusammen.

So wie mehr oder minder starke Lichtreize tiefgreifende Umlagerungen der Chloroplasten auslösen können, so gilt dies auch von anderen Reizen. Auch durch Erschütterungen und mechanische Verletzungen, durch Wasserentziehung, Temperaturschwankungen und chemische Reize kann die Epistrophe in die Apostrophe und eventuell auch in Systrophe übergeführt werden. So wurde von G. Kraus beobachtet, dass in immergrünen Blättern die Chlorophyllkörner des Palissadengewebes im Winter am Grunde der Zellen zu je einem Klumpen angehäuft sind; ähnliches gilt auch für das grüne Rindenparenchym verschiedener Holzgewächse. — Bemerkenswerth ist schliesslich, dass auch vollständige Verdunkelung sehr häufig die Apostrophe auslöst, namentlich dann, wenn sie längere Zeit hindurch andauert.

Die im Vorstehenden beschriebenen Umlagerungen der Chloroplasten beruhen aller Wahrscheinlichkeit nach nicht auf einer activen Beweglichkeit derselben, sondern auf entsprechenden Umlagerungen des die Chlorophyllkörner umhüllenden Protoplasmas.

Fragen wir schliesslich nach dem Nutzen der von äusseren Einflüssen hervorgerufenen Lageveränderungen der Chloroplasten, so lässt sich derselbe mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit angeben. Da zur Assimilation Licht nöthig ist, so erscheint es begreiflich, dass die Chloroplasten bei der ihnen zusagenden Lichtintensität die Flächenstellung annehmen, um möglichst viel Licht auffangen zu können. Bei stärkerer Lichtintensität, welche durch zu rasche Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes, eventuell auch durch zu sehr gesteigerte Athmung schädlich wirkt, suchen sich die Chloroplasten durch die Profilstellung, in welcher sie möglichst wenig Licht auffangen, zu schützen. Der gleiche Effekt wird erzielt, wenn sich die Chlorophyllkörner zu dichten Klumpen zusammenballen. Da bei niedrigen Temperaturen die Zerstörung des Chlorophyllfarb-

stoffes bei mangelnder Neubildung desselben fortdauert, so erweist sich die Systrophe auch als die vortheilhafteste Winterstellung der Chloroplasten. Die ebengenannte Stellung ist aber auch deshalb von Vortheil, weil durch sie der Sauerstoffzutritt zu den Chlorophyllkörnern, der auf den Farbstoff zerstörend wirkt, erschwert resp. verlangsamt wird. — Welche Bedeutung der Apostrophe als Dunkelstellung zukommt, ist gegenwärtig noch unaufgeklärt.

3. Chlorophyllgehalt und Assimilationsenergie. Je zahlreicher die Chlorophyllkörner einer Zelle sind, desto grösser wird begreiflicherweise die Assimilationsenergie dieser Zelle sein. Am chlorophyllreichsten sind die Palissadenzellen, welche man schon aus diesem Grunde als specifische Assimilationszellen bezeichnen darf. Da sich das Mesophyll der meisten Laubblätter in Palissadengewebe und Schwammparenchym differenzirt, so erscheint es vor allem interessant, das Verhältniss dieser beiden Gewebearten hinsichtlich ihres Chlorophyllgehaltes kennen zu lernen, um so einen Anhaltspunkt für die Beurtheilung ihrer Assimilationsenergie zu gewinnen. Ich habe deshalb für verschiedene Pflanzen die Menge der Chlorophyllkörner in den Laubblättern durch Zählung approximativ bestimmt und bringe im Nachstehenden einige Resultate dieser Zählungen zur Mittheilung. — Im Laubblatt von Ricinus communis enthält eine Palissadenzelle im Durchschnitt 36, eine Schwammparenchymzelle 20 Chlorophyllkörner. Wegen der mehr als doppelt so grossen Anzahl von Palissadenzellen sind pro qmm Blattfläche im Palissadengewebe ca. 403200, im Schwammparenchym blos 92000 Chlorophyllkörner enthalten. Auf das erstere entfallen daher 82%, auf das letztere 18% der Gesammtmenge an Chlorophyllkörnern. In nachfolgender Tabelle sind die gleichen procentischen Angaben für verschiedene andere Pflanzen zusammengestellt worden:

	Palissaden-gewebe	Schwamm-parenchym
Fragaria elatior	86	14
Pulmonaria officinalis . .	85	15
Ricinus communis . . .	82	18
Brassica Rapa	80	20
Galeopsis Tetrahit . . .	79	21
Tropaeolum majus . . .	77	23
Helianthus annuus . . .	73	27
Phaseolus multiflorus . .	69	31
Bellis perennis	67	33

Im Maximum enthält also das Palissadengewebe 6 mal, im Mittel 3—4 mal, im Minimum 2 mal so viel Chlorophyllkörner als das Schwammparenchym. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass die Assimilationsenergien dieser beiden Gewebearten in einem ähnlichen Verhältnisse zu einander stehen; der Unterschied ist voraussichtlich noch grösser, weil sich das Palissadengewebe auf der Blattoberseite befindet und deshalb weit günstigeren Beleuchtungsverhältnissen ausgesetzt ist, als das von ihm beschattete Schwammparenchym, und weil, wie wir später noch ausführlicher hören werden, die Ableitung der Assimilationsproducte aus dem Palissadengewebe rascher erfolgt als aus dem Schwammparenchym.

Das Resultat, welches sich aus diesen Mittheilungen ergiebt, besteht also in der Anerkennung des Palissadengewebes als specifisches Assimilationsge-

webe des gewöhnlich gebauten Laubblattes. Dasselbe Ergebniss kann auf vergleichend-anatomischem Wege erreicht werden, indem wir den Bau der Zweige jener laubblattlosen Pflanzen untersuchen, welche ihr Assimilationssystem in die Stengelorgane verlegt haben. Hierher gehören z. B. die Equiseten, Ephedra, Asparagus, Casuarina, Spartium, Genista-Arten u. a. Hier finden wir nun das Rindenparenchym der jüngeren Zweige als typisches Palissadengewebe ausgebildet und sehen also, dass dieses letztere nicht etwa blos eine morphologische Eigenthümlichkeit der Laubblätter ist, sondern das anatomisch-physiologische Hauptmerkmal aller vollkommen ausgebildeten Assimilationsorgane.

Von H. Pick[4]) ist die grosse Assimilationsenergie des chlorophyllreichen Palissadengewebes auch auf directem Wege mittelst gasanalytischer Versuche nachgewiesen worden. Er verglich die eben erwähnten Zweige blattloser Sträucher hinsichtlich der Sauerstoffausscheidung im Lichte mit den Zweigen laubblatttragender Pflanzen, deren Rindenparenchym verhältnissmässig chlorophyllarm ist. Während die letzteren nur ganz geringe, oft kaum constatirbare Sauerstoffmengen aushauchten, war die Sauerstoffausscheidung der ersteren eine sehr beträchtliche. So betrug die nach 3stündiger Besonnung ausgeschiedene Luftmenge pro qcm für Casuarina excelsa 1,6 kcm, für Spartium monospermum 2,3 kcm.

Mit welcher Sicherheit bei ähnlich gebauten Laubblättern aus dem Chlorophyllgehalte auf die Assimilationsenergie geschlossen werden darf, ergiebt sich aus der weiter unten folgenden Gegenüberstellung einiger diesbezüglicher Angaben. Von C. A. Weber[5]) wurde für mehrere Pflanzen die Menge der von der Blattflächeneinheit an einem Assimilationstage im Durchschnitt producirten Trockensubstanz ermittelt, um einen Ausdruck für die Leistungsfähigkeit oder Assimilationsenergie der Blattfläche zu gewinnen. Es stellte sich dabei für jede einzelne Pflanzenart eine »specifische Assimilationsenergie« heraus, welche aber von Weber nicht weiter erklärt wurde. Es lag unter solchen Umständen natürlich nahe, die Menge der Chlorophyllkörner in den betreffenden Blattflächeneinheiten zu bestimmen, um zu sehen, ob zwischen Assimilationsenergie und Chlorophyllgehalt ein festes Verhältniss herrscht. Setzen wir nun diese beiden Grössen für Tropaeolum majus gleich 100, so ergeben sich für die übrigen Pflanzen die nachstehenden Werthe.

	Spec. Assimilationsenergie	Anzahl der Chlorophyllkörner
Tropaeolum majus . .	100	100
Phaseolus multiflorus. .	72	64
Ricinus communis . .	118,5	120
Helianthus annuus . .	124,5	122

Die Proportionalität zwischen Chlorophyllgehalt und Assimilationsenergie ist also ganz unverkennbar. Dass dieselbe nicht ganz genau ist, erklärt sich aus der Unvollkommenheit der Versuchsanstellung, aus dem abweichenden Blattbau und aus der ungleichen Grösse der Chlorophyllkörner bei den einzelnen Arten.

III. Der anatomische Bau des Assimilationssystems[6]).

A. Das Bauprincip der Oberflächenvergrösserung.

Wir haben bereits im vorigen Capitel das Palissadengewebe als das specifische Assimilationsgewebe kennen gelernt und haben daher von diesem Gewebe auszugehen, wenn wir den anatomischen Bau des Assimilationssystems mit seiner physiologischen Function in Beziehung setzen wollen. Dabei dürfen wir aber niemals ausser Acht lassen, dass die zur Oberfläche des Organs rechtwinkelige Anordnung der Assimilationszellen nur einen Specialfall bildet, dass es auch quer- und längsgestreckte Assimilationszellen giebt, auf welche eine umfassende Erklärung des anatomischen Baues des Assimilationssystems gleichfalls Rücksicht zu nehmen hat.

Wir wollen bei unseren Erörterungen von dem Chlorophyllgewebe des Pinus-Blattes ausgehen. Bei der mikroskopischen Betrachtung eines Querschnittes durch eine Kiefernadel sehen wir, dass die grossen polygonalen Assimilationszellen lückenlos aneinander schliessen und eigenthümliche Membranfalten aufweisen, welche bald mehr bald weniger tief in das Zellinnere vorspringen und je nach der Lage der Zellen verschieden orientirt sind (Fig. 97 *A*). In den mehr einwärts gelegenen Zellen zeigen die Falten keine bestimmte Orientirung zur Oberfläche des Blattes; in den peripherisch gelegenen bemerkt man aber fast ausschliesslich zur Blattoberfläche senkrecht gestellte Falten, sodass die polygonal-tafelförmigen Assimilationszellen mit palissadenförmig orientirten Armen ausgestattet erscheinen. Gewöhnlich ragen aus entgegengesetzter Richtung zwei Falten nach innen vor, wodurch die betreffende Zelle einem H mit stark verkürztem Querbalken ähnlich wird. Es könnte nun zweifelhaft erscheinen, ob diese Palissaden bildenden Zellen mit dem typischen Palissadengewebe zu analogisiren seien, oder ob es sich hier blos um eine rein äusserliche Aehnlichkeit handle, aus welcher weiter nichts zu folgern wäre. Die Untersuchung des Pinusblattes kann diesen Zweifel nicht lösen, weil sein anatomischer Bau zu sehr von dem eines typisch gebauten Laubblattes abweicht. Wenn wir dagegen die Laubblätter verschiedener Ranunculaceen untersuchen, z. B. von Trollius europaeus, Caltha palustris, Aconitum Napellus und dissectum, Paeonia- und Anemone-Arten etc., so erkennen wir auf den ersten Blick jene »Armpalissadenzellen« wieder, welche wir bereits auf dem Querschnitte der Kiefernadel beobachteten. Dieselben nehmen hier genau dieselbe Stellung zwischen der oberen Epidermis und dem Schwammparenchym ein, wie in den Blättern anderer Ranunculaceen (z. B. von Ranunculus, Helleborus, Eranthis hiemalis, Aquilegia vulgaris u. a.) das typisch ausgebildete Palissadengewebe und es kann demnach nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass man es in diesem eigenthümlichen, durch Faltenbildung ausgezeichneten Assimilationsgewebe blos mit einer merkwürdigen Modification des Palissadengewebes zu thun habe.

Bevor wir aus dieser Thatsache weitere Folgerungen ableiten, wollen wir uns noch etwas eingehender mit dem anatomischen Bau des Armpallisadengewebes vertraut machen. Dasselbe kommt in allen grossen Abtheilungen der Gefässpflanzen, bei den Dicotylen und Monocotylen, den Gymnospermen und häufig auch bei den Pteridophyten vor. Unter den Dicotylen sind es die

bereits erwähnten Ranunculaceen, welche ein (sehr verschiedenartig gebautes) Armpalissadengewebe aufweisen, ferner die Sambucus-Arten (Fig. 97 *B*), unter den Monocotylen verschiedene Bambusa- und Arundinaria-Species, ferner Elymus-, Calamagrostis-Arten und Alstroemeria psittacina. Unter den Gymnospermen sind die Pinus- und Cedrus-Arten zu nennen, unter den Farnen Aspidium aculeatum und Sieboldi, Lomaria gibba, Todea aspera, verschiedene Adiantum-Arten (Fig. 97 *C*) und Didymochlaena sinuosa. Die Falten reichen entweder nur von der oberen, der Epidermis anliegenden Seite in das Zellinnere hinein und zertheilen so die obere Hälfte des Zellleibes in mehrere sich bald abrundende Arme, oder es kommt auch auf der entgegengesetzten, an das Schwammparen-

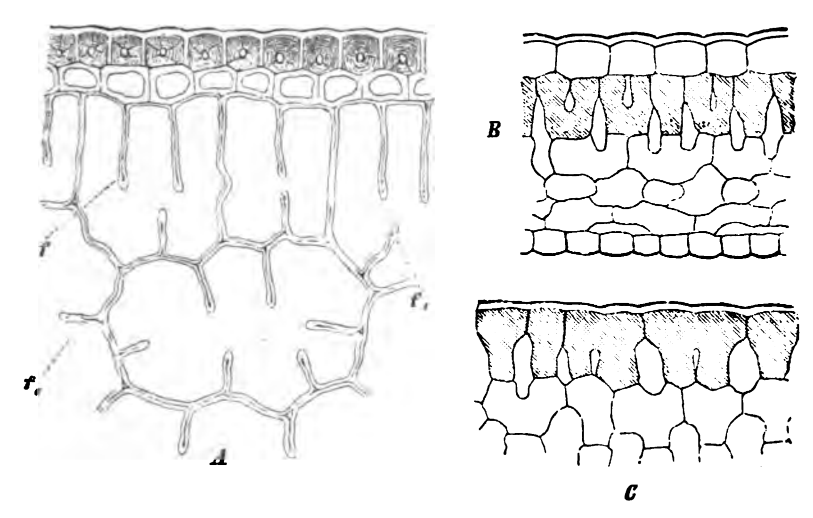


Fig. 97. Armpalissadengewebe. *A* Theil des Blattquerschnittes von Pinus Laricio. Die Membranfalten sind in den subepidermalen Assimilationszellen senkrecht zur Blattfläche orientirt (*f*), in den darunter liegenden Zellen dagegen ohne bestimmte Orientirung (f_1). Der Deutlichkeit wegen wurden blos die Zellwände gezeichnet. *B* Querschnitt durch das Laubblatt von Sambucus nigra. Die Armpalissadenschicht ist schraffirt. *C* Protodermale Armpalissadenschicht von Adiantum trapeziforme.

chym angrenzenden Seite der Zellen zur Faltenbildung, so dass jene H-Form gebildet wird, welche wir bereits im Pinus-Blatte kennen lernten. Hierher gehören z. B. Anemone silvestris und Clematis recta. In den tafelförmigen Chlorophyllzellen von Bambusa Simonii reichen die Falten blos von unten nach aufwärts, so dass die Zellen kammförmig aussehen. Auch die Farne besitzen derartige Faltenbildungen, zu welchen sich aber noch häufige Seitenfalten gesellen. Was die Anzahl der Zellarme betrifft, in welche sich eine Zelle theilt, so schwankt dieselbe zwischen 2 (Caltha palustris) bis 8 und darüber (Todea aspera). Am gewöhnlichsten sind 3—4 Arme. Die Länge der Falten ist verschieden; sie beträgt 1—2 Drittel der Zellhöhe.

Aus der Auffassung der Armpalissadenzellen als einer modificirten Form des typischen Palissadengewebes ergiebt sich die physiologische Gleichwerthigkeit der als Palissaden zu bezeichnenden Gewebebestandtheile, mögen dieselben aus blossen Zellarmen oder aus ganzen Zellen bestehen. Man kann sich dem entsprechend die radialen Längswände des echten Palissadenparenchyms als

vollständig ausgezogene, bis zum entgegengesetzten Wandstück reichende Falten denken, oder umgekehrt die Falten als unvollständige Scheidewände vorstellen. Auch der Vergleich einer Armpalissadenzelle mit einem Bündel mehrerer typischer Palissadenzellen, die seitlich zum Theile verschmolzen sind, trägt zur Veranschaulichung dieses Verhältnisses bei.

Mit den nunmehr gewonnenen Erfahrungen kehren wir wieder zur Betrachtung des Chlorophyllparenchyms der Pinus-Nadeln zurück. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die Falten der peripherischen Armpalissadenzellen mit den unregelmässig orientirten Falten der weiter innen gelegenen Zellen ganz gleichwerthig sind und durch ein und dasselbe Bauprincip gefordert werden. Während aber bei den letzteren blos nach der Ursache ihres Auftretens zu forschen ist, muss bei den ersteren ausserdem noch die Ursache ihrer bestimmten Orientirung ausfindig gemacht werden. Es handelt sich also bei der Erklärung des Palissadengewebes um zwei Probleme. Das erste derselben lautet: Welcher Vortheil ist für die Function der Assimilationszelle mit der Wand- und Faltenbildung an sich verknüpft? Das zweite Problem dagegen lautet: Welchen Vortheil zieht die Pflanze aus der zur Oberfläche des Organs rechtwinkligen Orientirung der Wände und Falten? Indem wir in diesem Capitel an die Beantwortung der ersten Frage gehen wollen, ist also unsere nächste Aufgabe, die physiologische Bedeutung der unregelmässig orientirten Falten in den assimilirenden Zellen des Pinus-Blattes klarzulegen.

Man möchte vielleicht an eine mechanische Function der Wandeinfaltungen denken, allein auf diese Weise würde die Faltenbildung nicht mit der Hauptfunction des Gewebes in Beziehung gebracht werden. Wir müssen uns deshalb fragen, in welcher Weise durch die Faltenbildung die Assimilationsthätigkeit der Zelle begünstigt oder gesteigert wird. Die Antwort dieser Frage liegt in der Beobachtung, dass die Chlorophyllkörner, welche ja immer wandständig sind, in allen Fällen auch von den beiderseitigen Falten Besitz ergreifen. Die physiologische Bedeutung der Wandeinfaltungen in assimilirenden Zellen besteht also vor allem darin, dass sie die Innenfläche der Zellhaut vergrössern und so Platz schaffen für eine vermehrte Anzahl von Chlorophyllkörnern. Wir sehen also, dass das Princip der Oberflächenvergrösserung, welches den Chlorophyllapparat der Zelle in einzelne Körner zertheilte, auch für den anatomischen Bau des ganzen Gewebes maassgebend ist.

Die Grösse des Gewinnes an Chlorophyllkörnern, welcher der Pflanze durch die Wandeinfaltungen und die ihnen physiologisch gleichwerthigen Wandungen des Palissadengewebes erwächst, ist sehr ansehnlich. Setzen wir die Innenfläche der faltenlos gedachte Zelle = 100, so umfasst die Innenfläche der mit Falten versehenen Zelle 120—150 Flächeneinheiten. Für eine einseitig-tafelförmige Zelle von Bambusa Simonii mit 3 Falten beträgt dieser Werth 145, für eine tafelförmige Zelle von Pinus silvestris mit unregelmässig orientirten Falten 115—135, für eine H-förmige Armpalissadenzelle von Anemone silvestris bis 127, für eine 4armige Palissadenzelle von Sambucus nigra 148. Selbstverständlich ist der Oberflächengewinn noch grösser, wenn statt der Falten wirkliche Scheidewände auftreten.

Auf eine ganz abweichende Art kommt die Oberflächenvergrösserung in

den Laubblättern verschiedener Hymenophyllaceen zu Stande. Bei Trichomanes auriculatum, Hymenophyllum Karstenianum, speciosum, plumosum und Malingii hat bereits Mettenius eine papillenförmige Ausstülpung der Aussenwände der oberflächlich gelegenen assimilirenden Zellschicht beobachtet. Die Wände dieser Papillen sind dicht mit Chlorophyllkörnern bekleidet. Bei H. Malingii sind die Papillen geradezu von palissadenförmiger Gestalt, 2—4 mal so lang als breit (Fig. 98). Man kann hier in der That von einem aus Haaren bestehenden Palissadengewebe sprechen.

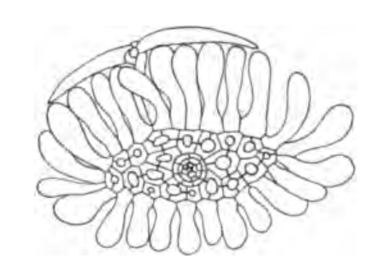


Fig. 98. Querschnitt durch eine Blattfieder von Hymenophyllum Malingii. (Nach Giesenhagen.)

B. Das Bauprincip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege.

Es ist nunmehr das zweite Bauprincip auseinanderzusetzen, welches die jeweilige Richtung erklärt, in welcher die vom ersten Bauprincip geforderten Falten und Zellwände eingeschaltet werden. Seine mehr oder minder durchgreifende Anwendung bedingt es vor Allem, dass der anatomische Bau des Assimilationssystems ein so mannigfaltiger ist.

Es ist klar, dass die möglichst rasche Ableitung der Assimilationsproducte aus dem functionirenden Gewebe eine wichtige Bedingung für einen ungestörten Verlauf der Assimilationsthätigkeit bildet. Jedes einzelne Chlorophyllkorn soll womöglich blos die selbsterzeugten Assimilationsproducte in Stärkekörner verwandeln und durch Stärkebildung aus auswärts eingewanderten Kohlehydraten möglichst wenig in Anspruch genommen werden. Ein längeres Verweilen, ein Wandern, oder gar eine Aufspeicherung der Assimilationsproducte in den assimilirenden Zellen muss schon deshalb als unvortheilhaft erscheinen, weil nach einem bekannten Erfahrungssatze jeder chemische Process um so glatter, vollständiger und rascher verläuft, je schneller die dabei entstehenden Producte entfernt werden. Uebrigens gilt auch für andere Stoffwechselprocesse in Pflanzenzellen der Satz, dass ihre ungestörte Fortdauer an die rechtzeitige Beseitigung der Stoffwechselproducte geknüpft ist.

Die Pflanze muss also nach dem Gesagten trachten, die Assimilationsproducte aus dem Chlorophyllgewebe möglichst bald und auf möglichst kurzem Wege zu entfernen. Damit ist aber auch gesagt, dass sie es womöglich zu vermeiden hat, das Assimilationsgewebe gleichzeitig als Ableitungsgewebe zu benützen, durch welches die Assimilationsproducte aus den Laubblättern hinausgeschafft werden. Die grösste Vollkommenheit im Ba*' *des Assimilationssystems wird erreicht sein, wenn jede assimilirende Zelle die von ihr erzeugten Stoffe direct einem anderen, dem ableitenden Gewebe zuführt.

Von dem Ausmaasse, in welchem das Bauprincip der Ableitung auf möglichst kurzem Wege zur Durchführung gelangt, ist die Richtung abhängig, welche der Strom der auswandernden Assimilationsproducte einschlägt. Wird dieses Bauprincip ganz vernachlässigt, dann fungirt das Assimilationssystem

zugleich als Ableitungsgewebe und die Stromrichtung geht von der Spitze des Blattes direct zur Basis. Bei eingetretener Differenzirung der Blattgewebe schlagen die Assimilationsproducte im Assimilationssystem entweder die Querrichtung ein, indem sie auf kürzestem Weg den längsverlaufenden Leitbündeln zuströmen, oder sie bewegen sich senkrecht nach abwärts einem dichten Netze von grossen und kleinen Leitbündeln zu, welches unter dem Assimilationssystem allseits ausgebreitet ist.

In diesen von dem Principe der Arbeitstheilung geforderten Stromrichtungen werden nun die vom Principe der Oberflächenvergrösserung geforderten Membranfalten und Längswände eingeschaltet. Daraus ergiebt sich also die schlauchförmige, gestreckte Gestalt der meisten Assimilationszellen, insbesondere der Palissaden, mögen dieselben ganze Zellen oder blos Zellarme sein.

1. Die Bautypen des Assimilationssystems.

Die grosse Mannigfaltigkeit im anatomischen Bau des Assimilationssystems, von welcher im Nachfolgenden einige Beispiele gegeben werden sollen, kommt dadurch zu Stande, dass das Princip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege in den verschiedensten Abstufungen einer bald grösseren, bald geringeren Vollkommenheit zur Geltung kommt. In ähnlicher Weise, wie dies Schwendener für das mechanische System durchführte, habe ich die verschiedenen Constructionsformen des assimilatorischen Gewebesystems in eine Reihe von 10 Typen zusammengefasst und dieselben drei Systemen untergeordnet. Wie bei der Besprechung des mechanischen Systems muss auch hier darauf verzichtet werden, sämmtliche Typen zu charakterisiren. Blos die drei Systeme sollen durch entsprechend ausgewählte Beispiele erläutert werden.

Erstes System: Das Assimilationsgewebe dient zugleich als Ableitungsgewebe. Hier begegnen wir der untersten Ausbildungsstufe des Assimilationssystems. Das assimilirende Gewebe besorgt zugleich die Ableitung der Assimilationsproducte aus dem betreffenden Organe, und indem die Zellwände in der entsprechenden Richtung eingeschaltet werden, entstehen mit der Blattoberfläche parallel verlaufende, längsgestreckte Assimilationszellen. Dieselben bilden in den meisten Laubmoosblättern eine einzige Lage, bei Elodea canadensis zwei Schichten und bei Galanthus, Leucojum und Sempervivum ein mehrschichtiges, oft sehr mächtig ausgebildetes Gewebe. Bei Galanthus nivalis befindet sich unter der Epidermis der Oberseite eine aus 3—4 Zelllagen bestehende Schicht von chlorophyllreichen Zellen, welche in der Längsrichtung des Blattes getreckt sind und sehr regelmässige, zur Blattoberfläche parallele Längsreihen bilden. Die Länge der Zellen ist sehr variabel und übertrifft die Breite um das 2—5fache. Auf der Blattunterseite tritt eine chlorophyllärmere Zellschicht auf, welche ungefähr von gleicher Mächtigkeit ist, wie die der Blattoberseite, und gleichfalls aus längsgestreckten, reihenweise angeordneten Zellen besteht. Das Intercellularsystem ist aber in dieser Schicht weit stärker ausgebildet, als in der oberen.

Hin und wieder zeigen die Vertreter dieses Systems bereits das Bestreben, eine Arbeitstheilung zwischen assimilirendem und ableitendem Gewebe ein-

treten zu lassen. So sind bei Elodea canadensis die chlorophyllärmeren Zellen der unteren Zelllage des Blattes schmäler und länger, als die der oberen Schichte, woraus hervorgeht, dass die erstere der Function der Stoffleitung besser angepasst ist.

Zweites System: Es ist ein Assimilations- und ein Ableitungsgewebe vorhanden. Die Assimilationsproducte wandern aus dem ersteren direct in das letztere. Dieses System ist das formenreichste. Immer wieder tauchen neue Constructions-Variationen auf, welche aber trotz ihrer Mannigfaltigkeit die Herrschaft der oben erwähnten Bauprincipien stets deutlich erkennen lassen.

Die einfachste Constructionsform ist in den Blättern der Gattungen Gladiolus und Tritonia, ferner bei Iris germanica ausgebildet; dieselbe charakterisirt sich durch längsverlaufende Ableitungsstränge und quergestreckte Assimilationszellen. Bei Gladiolus, wo dieser Typus am höchsten entwickelt ist, sind die grünen Zellen 4—7mal so lang als breit und bilden auf dem Blattquerschnitte ein ziemlich lückenloses Gewebe, während man auf Oberflächenschnitten zwischen den Längswänden der quergestreckten Zellen ziemlich breite Intercellularspalten auftreten sieht (Fig. 99). Diese quergestellten Spalten sind ebenso viele Schranken, welche eine Auswanderung der Assimilationsproducte senkrecht zur Streckungsrichtung der grünen Zellen unmöglich machen. Die Assimilate strömen vielmehr nach rechts und links den eigentlichen Hauptbahnen zu, welche theils von den Parenchymscheiden der kleineren Gefässbündel, theils von grösseren Lamellen und Strängen des Ableitungsgewebes gebildet werden.

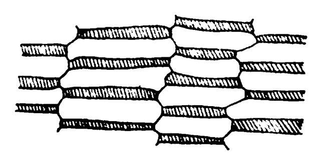


Fig. 99. Oberflächenschnitt durch ein Blatt von Gladiolus floribundus; Intercellularen schraffirt.

Ein verhältnissmässig noch einfacher Bautypus tritt uns ferner bei den Pinus-Arten entgegen, wo wir aber doch schon zum erstenmale Armpalissadenzellen begegnen (Fig. 97 *A*). Was den Bau und die Anordnung der mit Wandeinfaltungen versehenen, tafelförmigen Assimilationszellen betrifft, so wurde hierüber bereits im vorigen Capitel das Nöthige mitgetheilt. Hier ist mit Rücksicht auf das zweite Bauprincip nur noch hinzuzusetzen, dass das Assimilationsgewebe aus sehr scharf differenzirten Querlamellen besteht, welche von je einer Zelllage gebildet werden, sich stellenweise berühren, im Uebrigen aber durch ebenso deutlich ausgebildete Luftspalten von einander getrennt werden. Es geht hieraus auf's Deutlichste hervor, dass die Assimilationsproducte jeder einzelnen assimilirenden Gewebslamelle direct in die Parenchymscheide und das Leitparenchym des Centralcylinders hinüberwandern. — Die gleiche querlamellöse Anordnung des Assimilationssystems finden wir auch bei verschiedenen anderen Coniferen, bei Abies-Arten, Thuja plicata, Cryptomeria elegans (Fig. 103 *C*) u. a.

Ein namentlich bei den Monocotylen verbreiteter Typus dieses Systems wird bereits durch das Auftreten von Palissadengewebe gekennzeichnet, unter welchem sich das Ableitungsgewebe ausbreitet, ohne zu den Gefässbündeln Beziehungen zu zeigen. Hierher gehören z. B. die Blätter und

Stengel der Allium-Arten, Ornithogalum, Asphodelus etc. Auch bei diesem Typus treten im Assimilationsgewebe zahlreiche Querspalten auf, welche mit Luft erfüllt sind und die Auswanderung der Assimilationsproducte aus den betreffenden Organen im Palissadengewebe unmöglich machen; d. h. die Assimilationsproducte können nicht etwa vom Orte ihrer Entstehung aus, die Palissadenzellen quer durchsetzend, direct der Blattbasis zuströmen; schon der anatomische Bau des Mesophylls zwingt sie, eine zur Oberfläche des Organs rechtwinkelige Richtung einzuschlagen, die Palissadenzellen der Länge nach zu durchströmen und so das assimilirende Gewebe auf kürzestem Wege zu verlassen.

Diesem Typus schliesst sich auf das Engste ein ganz ähnlich construirter Typus an, welcher gleichfalls ein Palissadengewebe besitzt und dessen Ableitungsgewebe als gemeinschaftliche Parenchymscheide eines Gefässbündelkreises (oder auch eines Bastringes) ausgebildet ist. Dies ist der Typus der stielrunden oder prismatischen Stengelorgane, wie z. B. der Zweige von Spartium junceum, Genista bracteolata, Tunica Saxifraga, Asparagus etc.

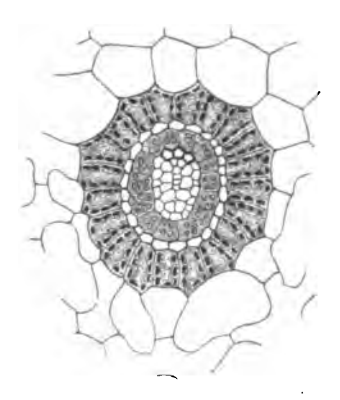


Fig. 100. Querschnitt durch ein kleines Gefässbündel des Laubblattes von Papyrus cicuta; das Bündel ist von drei Scheiden umgeben: einer inneren Chlorophyllscheide, der prosenchymatischen Schutzscheide und einer äusseren Chlorophyllscheide, deren radial gestreckte Zellen das Assimilationsgewebe des Blattes bilden.

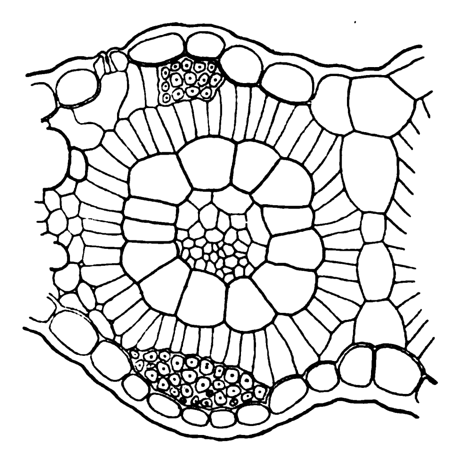


Fig. 101. Theil eines Blattquerschnittes von Panicum turgidum; das Assimilationssystem ist nach dem Kranztypus angeordnet. Nach Volkens.

Bei Monocotylen und Dicotylen begegnet man nicht selten einem Typus, bei welchem die schlauchförmig gestreckten Assimilationszellen mehr oder minder radienförmig oder in langgezogenen Curven den ableitenden Gefässbündelscheiden, beziehungsweise dem Leitparenchym der Blattnerven zustreben. Auch bei diesem Typus zeigt eine grössere oder geringere Anzahl von Zellen die palissadenartige Anordnung. — Am vollkommensten ist der »Kranz-Typus«, wie man ihn nennen kann, bei verschiedenen Cyperus-Arten ausgebildet, wo jedes Gefässbündel von einem Kranze radialgestreckter Assimilationszellen umgeben ist (Fig. 100). Die Stoffableitung findet wahrscheinlich in einer chlorophyllhaltigen Parenchymscheide statt, welche innerhalb der prosenchymatischen Schutzscheide gelegen ist. Auch bei verschiedenen Gramineen (z. B. Saccharum officinarum, Spartina cynosuroïdes), besonders Wüstengräsern (Pennisetum dichotomum,

Cynodon Dactylon, Panicum turgidum, Andropogon hirtus und foveolatus, Danthonia Forskalii nach Volkens) ist dieser Typus zuweilen sehr schön ausgeprägt. Als Ableitungsgewebe fungiren hier die Leitparenchymscheiden der Gefässbündel, die aber gleichfalls zahlreiche Chlorophyllkörner, noch dazu oft von bedeutender Grösse und auffallend intensiver Färbung, enthalten. Ob dieser Chlorophyllgehalt des Leitparenchyms blos eine Verstärkung des Chlorophyllapparates der Pflanze bedeutet, oder ob dabei eine noch unbekannte Arbeitstheilung zwischen den Chloroplasten der Kranz- und jenen der Scheidenzellen im Spiele ist, bleibt dahingestellt.

Drittes System: Die Assimilationsproducte wandern aus dem Assimilationsgewebe zunächst in ein »Zuleitungsgewebe« und dieses erst führt sie den Bahnen des Ableitungsgewebes zu. Dieses am rationellsten construirte System umfasst blos zwei Typen, welche sich dadurch unterscheiden, dass in dem einen das Ableitungsgewebe (die Leitbündel) parallel verlaufende Längsstränge bildet, in dem anderen dagegen ein dichtes Netzwerk vorstellt. Dementsprechend besteht das Zuleitungsgewebe des ersteren Typus aus quergestreckten, das des letzteren aus vielarmigen Zellen. Das Assimilationsgewebe ist in beiden Fällen palissadenförmig ausgebildet. Die eine Constructionsform gelangt in den Blättern der meisten Gräser, Carices und mancher Cyperus-Arten, ferner bei einigen Liliaceen, den Cycadeen und in den Nadeln von Taxus baccata zur Anwendung. Die andere dagegen repräsentirt den eigentlichen Dicotylentypus, zu dem auch die meisten Farne gehören.

Als ein typisches Beispiel des »Glumaceen-Typus« sei hier der anatomische Bau des Hochblattes von Cyperus alternifolius beschrieben (Fig. 102). Zwischen den Gurtungen der I-förmigen Bastträger treten als Füllungen die Gefässbündel mit ihren grossen farblosen Parenchymscheiden auf. Ober- und unterhalb der zwischen den Trägern verlaufenden Luftcanäle befindet sich das Assimilationssystem. Dasselbe besteht auf der Blattoberseite aus einer Palissadenschicht, deren Zellen auf dem Blattquerschnitte in fast lückenlosem Zusammenhange stehen, auf dem radialen Längsschnitte dagegen meist durch mehr oder minder breite Intercellularspalten von einander getrennt werden. Die seitlich, in der Nachbarschaft der Parenchymscheiden, gelegenen Palissaden krümmen sich mehr oder weniger deutlich gegen die ersteren zu und die über den Luftcanälen befindlichen Palissadenzellen stehen mit quergestreckten, chlorophyllärmeren Zellen in Verbindung, welche in ununterbrochenen Querreihen den beiderseitigen Parenchymscheiden zustreben; dies ist das Zuleitungsgewebe. Auf der Blatt-

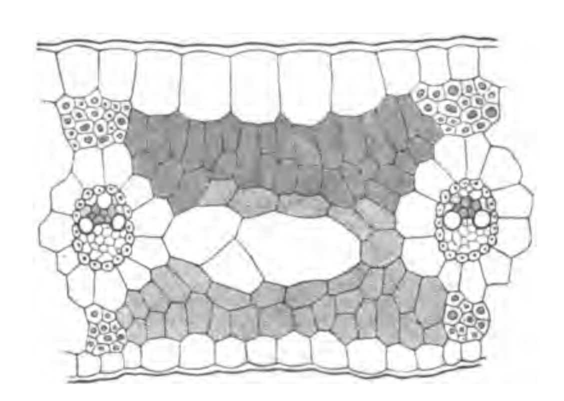


Fig. 102. Querschnitt durch ein Hochblatt von Cyperus alternifolius. V. 300.

unterseite finden wir denselben Bau des Assimilationsgewebes, nur sind die subepidermalen Zellen viel weniger deutlich oder gar nicht als Palissaden ausgebildet. Combiniren wir dieses Querschnittsbild mit der an Luftspalten so reichen Längsschnittsansicht, so sehen wir, dass dem ganzen Bau des Assimilationssystems das Princip zu Grunde liegt, die Assimilationsproducte auf kürzestem Wege den Hauptleitungsbahnen zuzuführen.

Der anatomische Bau des Dicotylen-Laubblattes ist seit den Untersuchungen von **Brongniart** und **Treviranus** in seinen allgemeinen Zügen schon oft beschrieben worden. Unter der Epidermis der Blattoberseite tritt in ein bis mehreren Zelllagen das **Palissadengewebe** auf, welches meistens einen recht lockeren Bau zeigt. Fast immer macht sich die Tendenz nach einer seitlichen Isolirung der Palissadenzellen geltend, welche durch ihr Bestreben, aus der prismatischen in die cylindrische Form überzugehen, zum Ausdruck kommt.

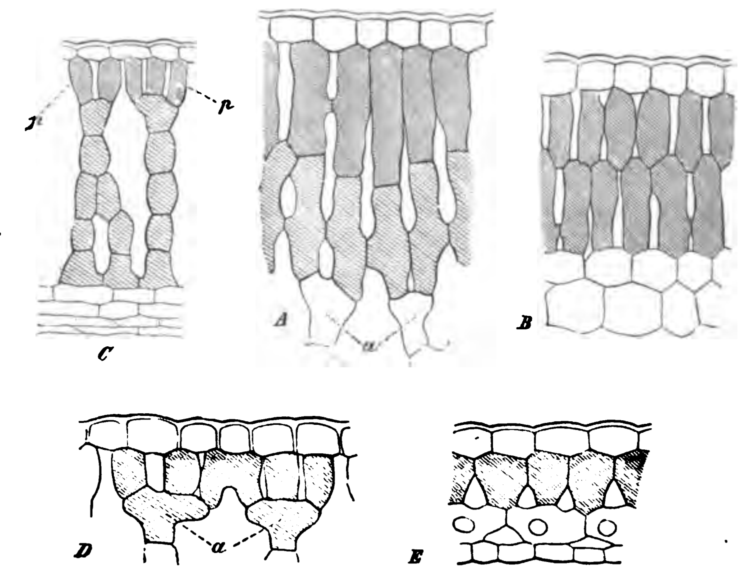


Fig. 103. Palissadengewebe. *A* Von der Oberseite der Wedelspreite von Asplenium ruta muraria; *a* trichterförmige Sammelzellen. *B* Partie aus dem Blattquerschnitte von Asphodelus Villarsii. Vergr. 106. *C* Assimilatorische Gewebelamellen aus dem Blatte von Cryptomeria elegans; horizontaler, durch die Mitte des Blattes geführter Längsschnitt. Vergr. 65. *D* Partie aus dem Querschnitt durch die Wedelspreite von Aspidium Sieboldi; *a* Sammelzellen. *E* Querschnitt durch die fertile Blattfiederhälfte von Asplenium Belangeri: das Mesophyll besteht blos aus zwei Zellschichten; die obere setzt sich aus Trichterzellen, die untere aus Schwammparenchymzellen zusammen.

Zum Theile beruht dies auf dem Bedürfniss der assimilirenden Zellen, direct an Durchlüftungsräume zu grenzen. Ferner geht daraus auch hervor, dass jede einzelne Palissadenzelle von ihren seitlichen Nachbarinnen unabhängig ist. Sie empfängt von ihnen weder unverarbeitete Nährstoffe, noch liefert sie ihnen die Assimilationsproducte ab. Einen Stoffverkehr unterhält sie blos mit jenen Geweben, welchen sie mit ihren beiderseitigen Enden aufsitzt, d. h. mit der Epidermis oder dem Wassergewebe einerseits und dem Schwammparenchym oder der Leitparenchymscheide andererseits. Dass in dem Palissadengewebe von keiner Stoffleitung die Rede sein kann, deren Richtung die senkrecht zur Blattfläche orientirten Zellen quer durchsetzt, ergiebt sich auch daraus, dass das

Palissadengewebe an der Blattbasis genau so gebaut ist, wie an der Blattspitze, während doch die Mengen der zu- und abgeleiteten Stoffe, welche den Blattquerschnitt an jenen Stellen passiren, sehr ungleich gross sind.

Die Stromrichtung der Assimilationsproducte im Palissadengewebe ist also zweifellos dieselbe wie die Streckungsrichtung der Palissadenzellen, rechtwinkelig zur Oberfläche des Organs. Es geht dies auch aus einer charakteristischen Eigenthümlichkeit im Bau des Palissadengewebes hervor, welche nur durch die vorstehende Annahme ihre Erklärung findet. Man beobachtet häufig, dass eine kleine Gruppe von Palissadenzellen (2—10) sich nach unten zu dicht zusammendrängt und dass dieses Büschel einer einzigen Zelle aufsitzt, welche oben trichterförmig erweitert ist (Fig. 103, 104). Auf den ersten Blick muss man sich sagen, dass es sich hier um eigenthümliche Aufnahms- oder Sammelzellen handelt, welche die Assimilationsproducte eines grösseren oder kleineren Büschels von Palissadenzellen in Empfang nehmen und direct oder indirect den Hauptbahnen zuleiten. Ich habe diese Structureigenthümlichkeit des Assimilationssystems sehr schön bei Ficus elastica beobachtet, ferner bei Pulmonaria officinalis, Juglans regia, Elaeagnus angustifolia, Eranthis hiemalis u. a. Zuweilen sitzen die Palissadenbüschel unmittelbar den Zellen des »Zuleitungsgewebes« auf, namentlich in dünneren, einfacher gebauten Blättern.

Dieses Zuleitungsgewebe, welches gewissermassen ein physiologisches Mittelglied zwischen Assimilations- und Ableitungsgewebe vorstellt, besteht aus den Zellen des Schwammparenchyms. Unter der Palissadenschicht sich ausbreitend, setzt sich dieses Gewebe gewöhnlich aus mehrarmigen Zellen zusammen, welche ihre Arme in horizontaler Richtung ausstrecken und so die Zuleitungsröhren darstellen, durch welche die vom Palissadengewebe herabströmenden Assimilationsproducte nach allen Seiten hin dem vielverzweigten Netze der Ableitungsstränge zugeführt werden. Uebrigens ist nicht ausser Acht zu lassen, dass das Schwammparenchym wegen seines Chlorophyllgehaltes, welcher allerdings nicht sehr bedeutend ist, zugleich als assimilirendes Gewebe fungirt und wegen seiner grossmaschigen Intercellularräume auch das Durchlüftungsgewebe des Blattes vorstellt. Das Schwammparenchym repräsentirt deshalb einen jener seltenen Fälle, dass ein und dieselbe Gewebeart gleichzeitig mehreren verschiedenen Functionen angepasst ist.



Fig. 104. Palissadenzellbüschel, einer Sammelzelle aufsitzend, aus dem Laubblatte von Ficus elastica.

Das Zuleitungsgewebe füllt die grösseren und kleineren Maschen des Systems der ableitenden Stränge aus, welche von den Parenchymscheiden der Gefässbündel gebildet werden. Dieselben sind in den zarteren Anastomosen einschichtig und bestehen aus mehr oder weniger gestreckten, chlorophyllarmen Zellen, welche nicht selten mit Seitenarmen versehen sind, wahrscheinlich um den Anschluss an das Schwammparenchym zu erleichtern. Eine solche Zelle besteht dann aus einem zuleitenden und einem fortleitenden Schenkel. Bei grösseren Gefässbündeln besteht die Parenchymscheide aus mehreren Zelllagen und geht allmählich unter Verlust ihres anatomischen Charakters als

Gefässbündelscheide in das sogen. »Nervenparenchym« über (Fig. 105), aus welchem die grösseren Blattnerven oder Blattrippen der Hauptsache nach bestehen; das Nervenparenchym findet seine histologische und physiologische Fortsetzung im »Grundparenchym« des Blattstieles, beziehungsweise des Stammes. So sehen wir, dass in dem Maasse, als die abzuleitenden Stoffe immer reichlicher werden, auch die Querschnittsgrössen der Leitungsbahnen continuirlich zu-

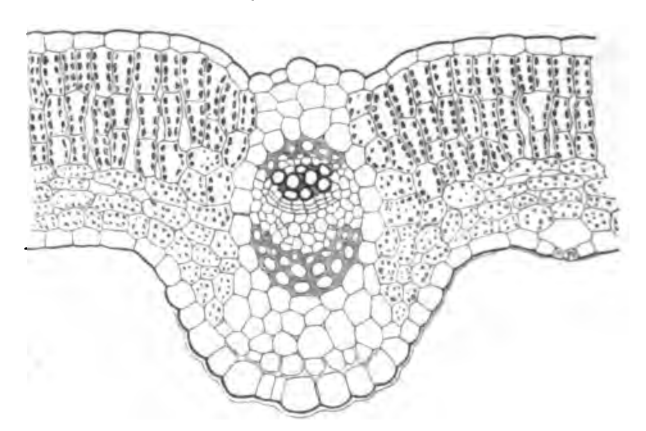


Fig. 105. Querschnitt durch eine Blattrippe II. Ordnung und durch die angrenzenden Laminartheile des Laubblattes von Raphanus sativus.

nehmen; ein reichverzweigtes Fluss- und Stromnetz bietet mit seinen zahllosen Zuflüssen ein ganz ähnliches Bild dar.

Die Verschiedenheiten in der Ausbildung des vorstehend besprochenen Typus beschränken sich hauptsächlich auf quantitative Unterschiede. Bald ist das Palissadengewebe mächtiger entwickelt, bald das Schwammparenchym und selbst die Laubblätter von einer und derselben Species können in dieser Hinsicht nicht unbeträchtlich variiren. Ueber die Ursachen dieser Variationen wird im nächsten Capitel gesprochen werden. Als schönes Beispiel eines in ernährungsphysiologischer Hinsicht sehr vollkommen gebauten, hochdifferenzirten Organes ist das Laubblatt von Ficus elastica zu nennen, dessen Bau ich in meiner »Vergl. Anatomie des Assimilationssystems« ausführlich geschildert habe. Das Mesophyll besteht hier, abgesehen von den Leitbündeln mit ihren Scheiden, aus zwei Palissadenschichten und aus 6—10 Lagen von Schwammparenchymzellen. Ausserdem tritt zwischen diesen beiden Geweben eine Lage von trichterförmigen Sammelzellen auf (Fig. 106) und unter

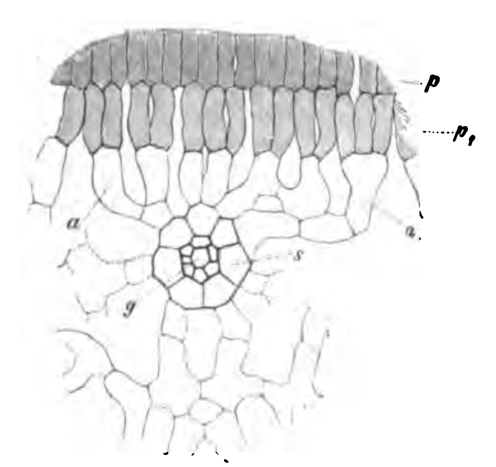


Fig. 106. Partie aus dem Blattquerschnitt von Ficus elastica; *p. p_1* die beiden Palissadenschichten; *a* Aufnahms- oder Sammelzellen. *g* zartes Gefässbündel, blos aus Tracheiden bestehend; *s* Parenchymscheide. Vergr. 230.

der Epidermis der Blattunterseite lagert eine Schicht von kurzen palissadenähnlichen Zellen, welche ihr Vorhandensein dem Streben der Pflanze danken, ihr Assimilationssystem überall dort, wo es die Durchleuchtungsverhältnisse noch lohnend erscheinen lassen, in entsprechender Weise zu verstärken. So bildet diese untere Palissadenschicht, welche auch anderwärts nicht selten vorkommt und deren Zellen gewöhnlich trichterförmig, bisweilen auch sanduhrförmig ausgebildet sind, eine bescheidene Wiederholung des Assimilationssystems der Oberseite. — Für das entgegengesetzte Extrem, die quantitative Ausbildung des Mesophylls betreffend, liefert uns die fertile Blattfiederhälfte von Asplenium Belangeri ein schönes Beispiel, welche, abgesehen von der beiderseitigen Epidermis, blos aus zwei Zelllagen besteht, einer Trichterzellschicht und einer Schwammzelllage (Fig. 103*E*).

Mit einigen Worten muss noch auf die eben erwähnten trichterförmigen Assimilationszellen eingegangen werden, welche bei manchen Schattenpflanzen auch auf der Blattoberseite die typischen Palissadenzellen vertreten. Sind in solchen Trichterzellen die Chloroplasten seitenwandständig, wie z. B. bei Oxalis acetosella, so besteht der Vortheil dieser Zellform darin, dass die Chlorophyllkörner nicht die bei schwacher Beleuchtung ungünstige Profilstellung, sondern eine zwischen dieser und der Flächenstellung intermediäre Lage einnehmen, also mehr Licht auffangen können. Noch günstiger gestalten sich aber, wie Noll gezeigt hat, die Beleuchtungsverhältnisse dann, wenn die Chloroplasten am Grunde der Trichterzellen gelagert sind, wie z. B. bei verschiedenen Selaginellen (Fig. 93). Die nach aussen gewölbten Zellen wirken als linsenförmige Lichtcondensoren, indem die senkrecht zur Oberfläche des Blattes einfallenden Strahlen theils durch Brechung, theils durch totale Reflexion an der Trichterwand gegen die Basis der Zelle geleitet werden und die hier angesammelten Chloroplasten intensiver durchleuchten. Am vollkommensten ist diese optische Einrichtung an den gleichfalls trichterförmigen Vorkeimzellen von Schizostega osmundacea ausgebildet. Hier wirkt der grell beleuchtete Chlorophyllapparat jeder Zelle auf dunklem Hintergrunde wie ein selbstleuchtender Körper, indem das von ihm nicht absorbirte Licht, wieder ausstrahlend, die Medien des optischen Systems in umgekehrter Richtung und Brechung passirt. So erklärt Noll[1]) in treffender Weise das bekannte Leuchten dieses Mooses.

Während die von den Trichterzellen vertretene Abweichung der typischen Gestalt der Palissadenzellen mit den Beleuchtungsverhältnissen zusammenhängt, sind andere Abweichungen von der gewöhnlichen Form und Orientirung der Palissaden von der Stoffleitung abhängig, oder das Ergebniss gewisser entwickelungsmechanischer Vorgänge, deren functionelle Bedeutung, wenn sie überhaupt eine solche besitzen, einstweilen noch unaufgeklärt ist. So kommt es sehr häufig vor, dass bei lockerem Bau des Palissadengewebes einzelne Palissaden, um den Anschluss an eine mehr seitlich gelegene Sammelzelle zu erreichen, entsprechend gekrümmt oder schief orientirt sind. Das Gleiche tritt nicht selten unter Wasser aufsaugenden oder ausscheidenden Haargebilden auf. Dagegen ist die zuerst von Pick beobachtete Schiefstellung sämmtlicher Palissadenzellen eines Blattes oder assimilirenden Stengels weder auf Stoffleitungs-

vorgänge noch auf Beleuchtungsverhältnisse zurückzuführen. Pick hat zwar diese Schiefstellung, welche er hauptsächlich an vertical stehenden Assimilationsorganen beobachtet hat, für eine zweckentsprechende Orientirung der Palissadenzellen zum schief einfallenden Lichte gehalten, und eine directe Anpassung derselben an die Beleuchtungsrichtung angenommen; doch hat bereits Heinricher gezeigt, dass diese Auffassung unmöglich richtig sein kann. In ein und demselben Blatte ist nämlich die Schiefstellung der Palissaden nicht selten eine verschieden starke; so beträgt z. B. bei Isolepis australis die Abweichung von der senkrechten Stellung unter den subepidermalen Bastbündeln 40°, unmittelbar unter der Epidermis dagegen blos 14°. Auch macht sich häufig eine grössere Verschiebung an den Blattunterseiten bemerkbar; bei Asperula longiflora betrug sie auf der Blattoberseite blos 5°, auf der Unterseite dagegen 20°. Ferner wurde von Heinricher darauf hingewiesen, dass in den überhängenden Blättern von Isolepis australis (nach meinen Beobachtungen auch bei anderen Pflanzen) die Aufrichtung der Palissaden in allen Blatttheilen die gleiche, gegen die Spitze gekehrte ist. In dem überhängenden Theile des Blattes befinden sich also die schiefgestellten Palissadenzellen in einer Lage, welche der von Pick's Erklärungsprincip geforderten gerade entgegengesetzt ist. Endlich wurde von mir die Beobachtung gemacht, dass die Schiefstellung der Palissaden schon in ganz jungen Blättern oder Blatttheilen vorhanden ist, welche sich noch in der Knospenlage oder unter der Erdoberfläche befinden (Dactylis glomerata, Poa annua, Ornithogalum nutans, Scilla bifolia, Allium ascalonicum, Narcissus poeticus); der Einfluss des Lichtes ist hier also von vorneherein ausgeschlossen. Es dürfte sonach vielmehr die Annahme Heinricher's zutreffend sein, dass die Schiefstellung der Palissadenzellen auf rein passiven Verschiebungen beruhe, welche durch Wachsthum und Streckung anderer Gewebe des Blattes hervorgebracht werden.

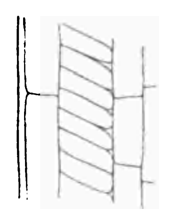


Fig. 107. Schief orientirte Palissadenzellen im noch unterirdischen Theile eines jungen Laubblattes von Ornithogalum byzantinum.

2. Experimentelle Beobachtungen über die Auswanderung der Kohlehydrate aus dem Assimilationssystem[5]).

Die Leitungsbahnen, welche die im Assimilationssystem erzeugten Kohlehydrate bei ihrer Auswanderung aus den Laubblättern einschlagen, sind von mir auf vergleichend-anatomischem Wege erschlossen worden. Auf diese Weise wurde das Princip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege ermittelt, nach welchem in einem typisch gebauten dicotylen Laubblatte die Assimilationsproducte aus dem Palissadengewebe durch Vermittelung der Sammelzellen in das Schwammparenchym entleert werden, welches sie dann als Zuleitungsgewebe den Parenchymscheiden der Gefässbündel, beziehungsweise dem Leitparenchym der Blattrippen zuführt; das netzförmig angeordnete Leitparenchym stellt demnach das eigentliche Ableitungsgewebe vor. — Obgleich in diesem Falle bereits die vergleichend-anatomische Methode vollkommen beweiskräftig ist, da sie den Nachweis gestattet, dass die Ableitung der Assimilationsproducte, zufolge des jeweiligen anatomischen Baues des Organes, nur in ganz bestimmten Bahnen

erfolgen kann, so war es doch eine sehr erwünschte Bestätigung meiner Folgerungen, dass andere Forscher auf Grund experimenteller Beobachtungen zu gleichen Ergebnissen in Bezug auf die Leitungsbahnen der Kohlehydrate in den Laubblättern gelangt sind.

Was zunächst die rasche Entleerung des specifischen Assimilationsparenchyms, des Palissadengewebes, betrifft, so hat Sachs darauf hingewiesen, dass durch Kochen in Alkohol entfärbte und dann mit Jodlösung behandelte Blätter, »welche noch nicht das Maximum von Stärke enthalten, oder bereits einen Theil derselben verloren haben, auf der Oberseite nur schwärzlich oder braun erscheinen, während die Unterseite des Gewebes kohlschwarz oder selbst metallisch glänzend ist.« Aus dieser Beobachtungsthatsache ist natürlich nicht zu folgern, dass das Palissadengewebe der Blattoberseite weniger kräftig assimilirt als das Schwammparenchym der Unterseite, sondern dass die Assimilate aus ersterem viel rascher auswandern, als aus letzterem. Die in den Chlorophyllkörnern enthaltenen Stärkemengen sind eben nur ein Rest oder Ueberschuss, der zurückbleibt, wenn durch die Assimilation mehr Kohlehydrate gebildet als in derselben Zeit fortgeführt werden. Eine ungemein rasche Entleerung der Assimilationszellen habe ich auch beim Kranztypus beobachtet. Ein zu Buitenzorg (auf Java) unmittelbar nach Sonnenaufgang gepflücktes Blatt von Saccharum officinarum enthielt weder in den radienförmig angeordneten und gestreckten Assimilationszellen, noch in den chlorophyllreichen Parenchymscheiden der Gefässbündel Stärke. Die Assimilationsproducte waren nachts über vollständig ausgewandert. Ein nach sonnigem Vormittage um 3 Uhr nachmittags kurz vor Eintritt des gewöhnlichen Gewitterregens gepflücktes Blatt enthielt in den gestreckten Assimilationszellen wieder keine Stärke, dagegen trat in den Chlorophyllkörnern der Parenchymscheide äusserst reichlich feinkörnige Stärke auf. Aus den specifischen Assimilationszellen ist also die Auswanderung der Assimilate so rasch erfolgt, dass trotz der gewiss sehr lebhaften Assimilation in den Chlorophyllkörnern kein Rest in Form von Stärke übrig blieb.

In einem nach kräftiger Assimilation mit einem beträchtlichen Ueberschuss von Stärke beladenen Laubblatte wird also zuerst das specifische Assimilationsgewebe entleert; dann kommt das Schwammparenchym an die Reihe, so dass, wenn die Auswanderung bei sistirter Assimilation (in verdunkelten Blättern) eine Zeit lang fortgedauert hat, nur mehr das Leitparenchym des Gefässbündelnetzes »Wanderstärke« enthält. Die Jodprobe lässt jetzt ein blauschwarzes Netz auf gelbem Grunde erscheinen. Später werden dann auch die Leitparenchymscheiden entleert; zuerst die der kleineren Bündel, sodann die der stärkeren Stränge; das Verschwinden der Stärke schreitet dabei gegen die Basis des Blattes zu fort. Besonders deutlich lässt sich dieser Entleerungsvorgang nach Schimper in den Blättern von Hydrocharis morsus ranae beobachten.

Bei vielen, vielleicht den meisten Pflanzen, wird das auswandernde Kohlehydrat in allen Zellen, die es passirt, zeitweilig wieder in Stärke verwandelt. Dies eben ist die sogenannte »Wanderstärke«, die bereits in den tieferen Schichten des Palissadengewebes, noch reichlicher natürlich im Schwammparenchym, am reichlichsten aber und längsten im Leitparenchym zu beobachten ist. Bei verschiedenen Pflanzen dagegen erscheint das auswandernde Kohlehydrat entweder schon im Assimilationsgewebe (Allium-Arten) oder wenigstens

in den Leitparenchymscheiden der Gefässbündel (Impatiens parviflora nach Schimper) nur in gelöster Form, als Glycose.

Die Auflösung des im Assimilationssystem angehäuften Stärkeüberschusses erfolgt nach den eingehenden Untersuchungen von Brown und Morris, gleich wie in den Speichergeweben, durch Diastase.

IV. Die Abhängigkeit der Anordnung und Ausbildung des Assimilationssystems vom Lichte [9]).

Die Production organischer Substanz aus Kohlensäure und Wasser findet blos im Lichte statt, und wenn auch hinsichtlich dieser Assimilationsbedingung die Ansprüche der verschiedenen Pflanzenarten verschieden sind, wenn sich auch manche Schattenpflanzen mit recht schwachen Lichtintensitäten begnügen, so säumt doch keine Pflanze, ihr Assimilationssystem dort anzubringen, wo es den günstigsten Durchleuchtungsbedingungen ausgesetzt ist. So kommt es, dass die Intensität der Beleuchtung für die topographische Anordnung des Assimilationssystems von maassgebendster Bedeutung wird: das Assimilationssystem, mag es was immer für einem Typus angehören, strebt nach einer möglichst peripherischen Lagerung. Am deutlichsten zeigt sich dies an jenen cylindrischen oder prismatischen Assimilationsorganen, in denen zugleich ein voluminöses Speichergewebe entwickelt ist und die keine scharf ausgeprägte Licht- und Schattenseite erkennen lassen. Doch auch in flach ausgebreiteten Laubor-ganen, seien es typische Laubblätter, Phyllodien oder Cladodien, die in Bezug auf Durchleuchtung die denkbar günstigste Form besitzen, sind die Intensitätsunterschiede im Inneren meistens noch gross genug, um die topographische Anordnung des eigentlichen Assimilationsparenchyms, speciell des Palissadengewebes zu beeinflussen. In vielen mehr oder minder aufrechten Laubblättern, die beiderseits ungefähr gleich stark beleuchtet werden, sind die Durchleuchtungsverhältnisse so günstige, dass das Mesophyll in seiner ganzen Mächtigkeit, von einer Epidermis zur anderen, aus schlauchförmig

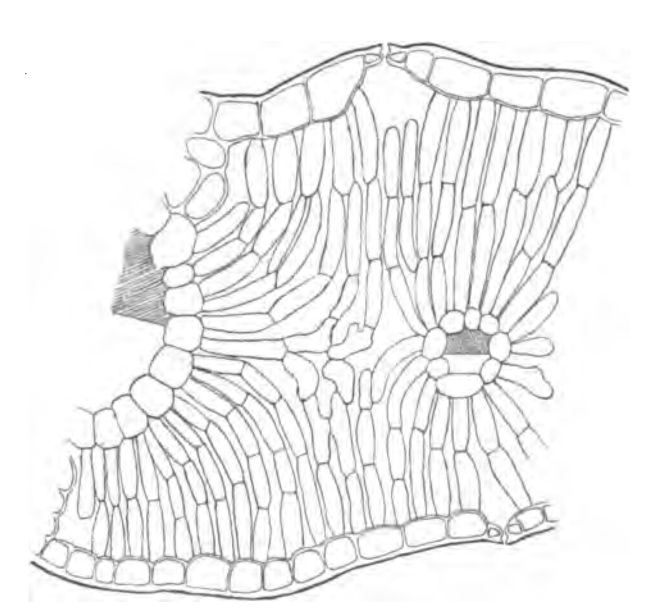


Fig. 108. Theil eines Querschnittes durch ein isolaterales Laubblatt von Scabiosa ucrainica. (Nach Heinricher.)

gestreckten Assimilationszellen, resp. aus Palissadengewebe besteht, oder dass blos in der Mitte eine einzige Lage von Zuleitungszellen entwickelt ist. Von Heinricher wurden derart gebaute, isolaterale Laubblätter z. B. bei Scabiosa ucrainica (Fig. 108), Moricandia arvensis, Chelone Torreyi, Turgenia latifolia u. a. beobachtet. In anderen gleichfalls isolateral gebauten Laubblättern ist das Schwammparenchym mächtiger ausgebildet, dann nimmt es die Mitte des Blattes ein, während das Palissadengewebe peripher gelagert und beiderseits annähernd gleichstark entwickelt ist.

Noch deutlicher tritt uns die von der Lichtintensität abhängige Anordnung des specifischen Assimilationsgewebes im typischen dorsiventralen Laubblatt entgegen, welches sich senkrecht zur Richtung des einfallenden stärksten zerstreuten Lichtes stellt, und dementsprechend auch eine Lichtseite und eine Schattenseite besitzt. Erstere ist in den meisten Fällen mit der morphologischen Oberseite des Blattes identisch, doch kommt es auch vor, dass durch Torsion des Blattstieles oder der Blattbasis die morphologische Unterseite des Blattes zur Lichtseite wird (Allium ursinum, Alstroemeria, Gynerium argenteum und andere Gräser). Solche dorsiventrale Blätter bringen ihr specifisches Assimilationsgewebe gewöhnlich nur auf der Lichtseite zur Ausbildung. Ausnahmsweise werden auch auf der Schattenseite Palissaden entwickelt (z. B. bei Corylus Avellana, Caccinia strigosa, Galium purpureum, Nigella damascena), woraus hervorgeht, dass die Palissadenzellform nicht immer an hohe Lichtintensitäten gebunden ist. In solchen Fällen zieht es die Pflanze vor, statt das Palissadengewebe der Blattoberseite im Innern des Blattes um eine Zelllage zu verstärken, eine solche unmittelbar unter der Epidermis der Blattunterseite auszubilden; offenbar deshalb, weil unter den gegebenen Verhältnissen auf der Blattunterseite eine bessere Durchleuchtung erzielt wird, als im Innern des Blattes.

Wir gehen nun zu dem Einfluss über, den das Licht auf die histologische Ausbildung des Assimilationssystems ausübt. Nachdem der Lichtgenuss, der dem einzelnen Individuum und noch mehr dem einzelnen Assimilationsorgan zu Theil wird, in hohem Maasse von den Standortsverhältnissen, beziehungsweise der Stellung des Organs im Sprosssystem abhängig ist, und hinsichtlich der Intensität des Lichtes innerhalb weiter Grenzen schwanken kann, so ist es begreiflich, dass die meisten Pflanzen in Bezug auf die Ausbildung ihres Assimilationsgewebes eine mehr oder minder grosse Plasticität besitzen, dass sie im Stande sind, die Ausbildung ihres Assimilationssystems in selbstregulatorischer Weise den gegebenen Lichtintensitäten anzupassen. Dies geschieht in der Weise, dass dem Lichte selbst ein unmittelbarer Einfluss auf die Ausbildung des Assimilationssystems eingeräumt wird, so zwar, dass eine grössere Lichtintensität, die eine energischere Assimilationsthätigkeit gewährleistet, eine reichlichere Ausbildung des Assimilationssystems zur Folge hat. Wenn, wie dies bei den meisten höher entwickelten Pflanzen der Fall ist, das specifische Assimilationsparenchym als Palissadengewebe auftritt, so begünstigt also eine stärkere Lichtintensität die qualitative und quantitative Ausbildung dieses Gewebes; die einzelnen Palissaden werden länger und auch die Anzahl der Zelllagen nimmt häufig zu.

So sind z. B. bei Fagus silvatica in einem unter dem Einfluss directer Insolation entwickelten Laubblatte auf der Oberseite 2—3, auf der Unterseite eine

Lage von Palissadenzellen vorhanden, während ein in dauerndem Schatten entwickeltes Blatt blos auf der Oberseite eine niedere Palissadenzelllage besitzt. Das Schwammparenchym besteht in beiden Blättern aus 2—3 Zelllagen. In Folge der reichlicheren Ausbildung des Palissadengewebes ist das Sonnenblatt im Maximum dreimal so dick als das Schattenblatt. Bei Acer pseudoplatanus besitzt das Sonnenblatt eine Lage sehr hoher Palissadenzellen, welche büschelweise den meist trichterförmigen Sammelzellen aufsitzen. Im Schattenblatt sind die Palissadenzellen nur halbmal so hoch, als im Sonnenblatte, die Sammelzellen fehlen. Das Schwammparenchym besteht in beiden Blättern aus zwei Zelllagen. (Fig. 109.)

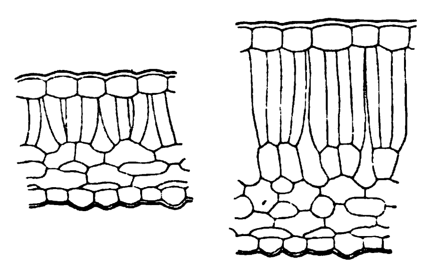


Fig. 109. Querschnitte durch ein Schattenblatt (links) und ein Sonnenblatt (rechts) von Acer pseudoplatanus.

So wie bei den eben erwähnten Laubbäumen handelt es sich in der grossen Mehrzahl der Fälle blos darum, dass bei intensiver Beleuchtung das auch im tiefsten Schatten vorhandene Palissadengewebe stärker ausgebildet wird. Nun giebt es aber, wie Stahl gezeigt hat, auch Pflanzen (Lactuca Scariola, Iris Pseudacorus u. a.), bei welchen der Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern noch grösser ist: die Ausbildung von Palissadengewebe findet überhaupt blos bei intensiver Beleuchtung statt; in den Schattenblättern fehlt dieses Gewebe gänzlich. Zweifelsohne ist auch bei diesen Pflanzen eine erbliche Disposition zur Bildung von Palissadengewebe vorhanden, allein damit diese Anlage zur Entfaltung komme, ist ein sehr starker Lichtreiz nothwendig, während bei anderen Pflanzen weit geringere Lichtintensitäten genügen, um die zur Ausbildung von Palissadenzellen führenden Entwickelungsvorgänge auszulösen. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ist aber zur Entfaltung der Palissadenzellanlage ein Lichtreiz völlig überflüssig, das Palissadengewebe entsteht schon im Dunkeln, so lange das Blatt sich noch in der Knospenlage befindet, und der Einfluss des Lichtes besteht höchstens darin, dass es die quantitative Ausbildung dieses Gewebes ansehnlich fördert.

Auf diesen Umstand ist es auch in erster Linie zurückzuführen, wenn die Blätter der Alpenpflanzen, wie Bonnier und namentlich Wagner gezeigt haben, in höheren Regionen ein stärker ausgebildetes Palissadengewebe besitzen, als in tieferen Lagen. Es ist ja bekannt, dass im Gebirge mit zunehmender Höhe auch die Lichtintensität beträchtlich zunimmt[10]).

Eine auffallend geringe Plasticität des Assimilationssystems macht sich, wie Stahl hervorhebt, besonders im Bau von wintergrünen Laubblättern geltend. So sind in den Schattenblättern von Vaccinium vitis idaea immer noch drei Zellschichten zu Palissadenzellen entwickelt; ebenso besitzen die Blätter von Ilex aquifolium, Vinca minor, Pirola-Arten selbst an sehr schattigen Orten immer noch ein verhältnissmässig kräftig entwickeltes Palissadenparenchym. Hierher gehört auch Buxus sempervirens, dessen Schattenblätter sich weder in ihrer Gesammtdicke noch in der Ausbildung ihres Palissadengewebes von den Sonnenblättern

unterscheiden lassen. — Da auch sonst zahlreiche Schattenpflanzen typisches Palissadengewebe aufweisen, so darf aus der zuerst von Stahl festgestellten Förderung der Ausbildung dieses Gewebes durch höhere Lichtintensitäten nicht geschlossen werden, dass die Palissadenzellen jene Zellform des Assimilationsparenchyms repräsentiren, welche starken Lichtintensitäten speciell angepasst ist. Ebensowenig darf daraus gefolgert werden, dass Form und Orientirung der Palissadenzellen mit der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen in Zusammenhang stehen[11]).

V. Das Assimilationssystem der Moose und Algen.

Obgleich auch das Assimilationssystem der Moose und Algen die beiden Bauprincipien der Oberflächenvergrösserung und der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege in mancherlei Abstufungen deutlich erkennen lässt, so erscheint es doch verschiedener Besonderheiten halber angezeigt, dasselbe in einem eigenen Capitel zu besprechen.

Bei den frondosen Lebermoosen ist namentlich der Thallus der Marchantiaceen mit einem wohldifferenzirten Assimilationssystem versehen. Unter der Epidermis der Thallusoberseite, welche eine rautenförmige Felderung zeigt, treten die sogenannten Luftkammern auf, welche durch einschichtige Wände von einander getrennt sind; dieselben entsprechen den Grenzen der rautenförmigen Areolen. Ueber jeder Luftkammer ist die Epidermis durch eine weite, kreisförmige Athemöffnung unterbrochen. Dem Boden der Luftkammer entspriessen algenähnliche, verzweigte Zellfäden, welche gegen die Epidermis zu wachsen, zahlreiche Chlorophyllkörner enthalten und das Assimilationssystem des Thallus vorstellen. Jeder Faden leitet seine Assimilationsproducte direct in das darunter liegende farblose Parenchym ab. Die Gesammtheit der Fäden kann also in Bezug auf die Richtung der Stoffleitung ohne weiteres mit Palissadengewebe verglichen werden, dem es bei an der Sonne entwickelten Exemplaren von Marchantia polymorpha nach Stahl auch äusserlich ähnelt. Die einzelnen Zellen der Fäden sind nämlich palissadenförmig gestreckt und ungefähr senkrecht zur Oberfläche des Thallus gerichtet.

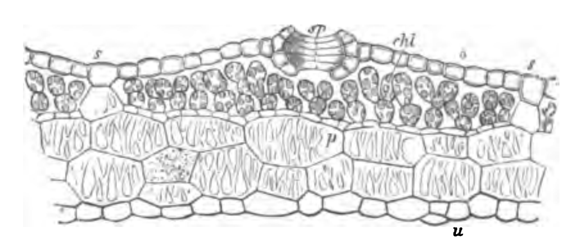
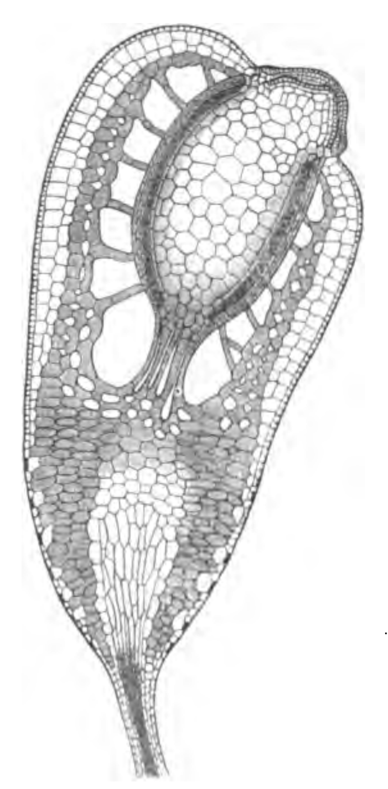


Fig. 110. Querschnitt durch einen Marchantia-Thallus; *sp* Athemöffnung, *chl* Chlorophyllzellen. (Nach Sachs.)

Die Laubblätter der foliosen Lebermoose sowie der meisten Laubmoose befinden sich in Bezug auf die Ausbildung ihres Assimilationsgewebes auf einer sehr niedrigen Stufe. Dasselbe besteht in den meisten Fällen aus einer einzigen Zellschicht und dient zugleich als Ableitungsgewebe. Dementsprechend sind die Zellen häufig in der Längsrichtung des Blattes gestreckt oder auch in

schief abwärts zur Mittelrippe verlaufenden Curven angeordnet: die Assimilationsproducte sollen wenigstens theilweise der Blattmitte zugeführt und von dort abgeleitet werden. Bei Polytrichum tritt das Assimilationsgewebe in Form von senkrecht zur Blattfläche gestellten Längslamellen auf, welche aus einer einzigen Zellschicht bestehen und mit ziemlich breiten Luftspalten abwechseln. Der Bautypus des Assimilationssystems ist hier im Wesentlichen derselbe, wie in einem Sempervivumblatt. Bei den Gattungen Aloina und Crossidium sitzen der breiten Mittelrippe in der oberen Blatthälfte chlorophyllreiche, dichotomisch verzweigte Zellfäden auf, welche bei Aloina von den sich umschlagenden einschichtigen, chlorophyllarmen Spreitenhälften wie von einer schützenden Epidermis überdacht werden. So bietet der Blattquerschnitt ein ähnliches Bild dar, wie ein Querschnitt durch eine Luftkammer von Marchantia.


Fig. 111. Längsschnitt durch eine junge, noch grüne Kapsel von Funaria hygrometrica.

Auf einer weit höheren Ausbildungsstufe steht das Assimilationssystem vieler Laubmoossporogonien[12], welches zum Theil in der Kapselwand, zum Theil im Kapselhalse entwickelt ist. Dieser letztere ist, sowie auch die »Apophyse« der Splachnaceen, nichts anderes als das obere Ende der Seta, welches gleich einem Schachtelhalm- oder Spartiumzweige der Assimilationsthätigkeit angepasst wurde. Bei Funaria hygrometrica (Fig. 111) besitzt die Kapselwand (nach meinen Untersuchungen) zwei Lagen assimilirender Zellen. Die äussere Schicht besteht aus meist typisch entwickelten Trichterzellen, die untere aus mehr oder minder gestreckten Schwammparenchym-Elementen. An letztere setzen sich die den Luftraum durchquerenden Zellfäden an, welche andererseits mit dem äusseren Sporensack in Verbindung stehen und die Assimilate der Kapselwand der sich entwickelnden Sporenschicht zuleiten. In dem mächtig entwickelten Kapselhalse ist das Assimilationssystem als typisches Palissadengewebe entwickelt; es bildet einen 3—5schichtigen Mantel um das keulig erweiterte, parenchymatische Ende des Leitbündels der Seta. Dasselbe wird von grünem Schwammparenchym bedeckt, an welches sich das mit der Columella in Verbindung stehende Zellfadenbündel anschliesst. Die Ableitung der vom Palissadengewebe des Halses erzeugten Assimilate erfolgt voraussichtlich unter Vermittelung des farblosen Parenchyms des Leitbündelendes, des darüber gelagerten Schwammparenchyms und des oben erwähnten Fadenbündels. Die Sporenschicht wird so von zwei Seiten her mit

Assimilationsproducten versorgt: durch den äusseren Sporensack empfängt sie die Assimilate der Kapselwand, durch den inneren Sporensack dagegen jene des Kapselhalses.

Die grosse Leistungsfähigkeit des Assimilationssystems der Funaria-Kapsel lässt sich schon daraus erschliessen, dass der Gehalt der ausgewachsenen, noch grünen Kapsel an Chlorophyllfarbstoff ungefähr ebenso gross ist, wie jener von ca. 14 Laubblättern des Stämmchens. Da letzteres durchschnittlich blos 7 bis 10 Laubblätter trägt, so ist der Chlorophyllgehalt der grünen Kapsel ungefähr 1,6mal so gross, wie jener eines beblätterten Stämmchens. Auch durch Culturversuche, wobei noch junge Sporogonien abgeschnitten in eine Nährstofflösung gebracht wurden, welche blos anorganische Stoffe enthielt, habe ich die Leistungsfähigkeit ihres Assimilationsgewebes nachgewiesen. Bei einem dieser Versuche wurden 10 Sporogonien, in denen die Urmutterzellen der Sporen sich erst zu differenziren begannen, drei Wochen lang cultivirt und in vollkommen reifem Zustande mit normal ausgebildeten Sporen geerntet. Sie hatten ihr Trockengewicht auf das 2,5fache des anfänglichen Trockengewichtes erhöht. So wie bei Funaria reicht auch bei verschiedenen anderen Laubmoosen die Leistungsfähigkeit des Assimilationssystems der jungen Sporogonien hin, um dieselben in Bezug auf den Verbrauch von plastischen Baustoffen von den sie tragenden Stämmchen vollständig unabhängig zu machen.

Was die Algen betrifft, so darf man natürlich nur bei den histologisch höher differenzirten Rhodophyceen und Phäophyceen ein eigenes Assimilationssystem erwarten. Dasselbe zeichnet sich zunächst durch seine periphere Lagerung aus, wobei auch die äusserste Zellschicht aus assimilirenden Zellen besteht; die Ausbildung einer besonderen Epidermis ist eben bei submersen Gewächsen in der Regel überflüssig. Das Bauprincip der Oberflächenvergrösserung macht sich durch die so häufige Kleinheit der assimilirenden Zellen bemerklich, wodurch die Gesammtheit der von den Chromatophoren bedeckten Zellwände erheblich vermehrt wird. Doch auch das Princip der Stoffableitung kommt in verschiedenen Abstufungen so deutlich zur Geltung, dass es Wille [13]) gelungen ist, alle drei Bausysteme und verschiedene Bautypen, welche von mir bei den höheren Pflanzen gefunden wurden, auch bei den Algen nachzuweisen. Er unterscheidet demnach mehrere Typen (Ulva-, Polysiphonia-, Lithoderma-Typus), bei welchen das Assimilationssystem zugleich als Ableitungsgewebe dient, dann eine Reihe von Typen (Rhodomela, Dictyota, Ceramium, Corallina, Ahnfeltia, Odonthalia, Desmarestia, Chorda, Chordaria, Furcellaria), bei welchen die vom Assimilationssystem erzeugten Producte direct dem Leitungsgewebe zugeführt werden, und endlich als drittes System diejenigen Typen (Nothogenia,

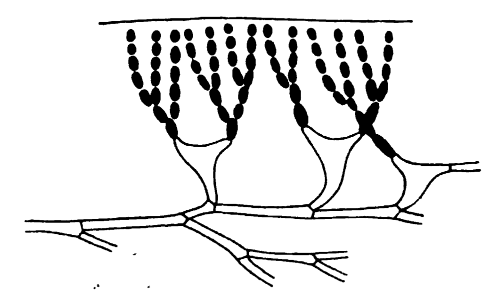


Fig. 112. Assimilationssystem von Gelidium corneum (Zelllumina schwarz); darunter Sammelzellen, die mit dem Leitungssystem in Verbindung stehen. Nach Agardh. (Aus Wille's Algernes physiologiske Anatomi).

Rhodophyllis, Cryptosiphonia), bei welchen zwischen dem Assimilations- und dem Leitungssystem ein eigenes Zuleitungsgewebe eingeschaltet ist. Schon bei Vertretern des zweiten Systems kann es zur Entwickelung von Palissadengewebe kommen (Odonthalia dentata). Noch grösser wird aber die Aehnlichkeit mit den bei den Phanerogamen vertretenen Typen in jenen Fällen, wo die gestreckten oder ungefähr senkrecht zur Oberfläche gestellte Reihen bildenden Zellen des Assimilationssystems trichterförmigen Sammelzellen aufsitzen (Gelidium corneum Fig. 112), oder wenn das Zuleitungsgewebe ähnliche »Stoffleitungscurven« bildet, wie sie in manchen Phanerogamen-Laubblättern zu beobachten sind (Cryptosiphonia Grayana, Callosiphonia Finisterrae).

VI. Die Entwickelungsgeschichte des Assimilationssystems.

In weitaus den meisten Fällen geht das Assimilationssystem als typisches Parenchymgewebe aus dem Grundmeristem hervor. Bei Cyperus pannonicus entsteht die zwischen den subepidermalen Bastbündeln und den ihnen opponirten Mestomsträngen befindliche Palissadenzellschicht aus procambialen Zellen. Bast und Mestom gehen nämlich aus einem einheitlich angelegten Procambiumbündel hervor. Bei verschiedenen Adiantum-Arten, namentlich aber bei Didymochlaena sinuosa, ist das typisch ausgebildete Armpalissadengewebe protodermalen Ursprungs (Fig. 97 *C*). Es bildet die oberflächlich gelegene Zelllage der Blattoberseite, welcher demnach eine Epidermis im anatomisch-physiologischen Sinne fehlt. Die etwas verdickten Aussenwandungen dieser Palissadenzellen zeigen allerdings den charakteristischen Bau der äusseren Epidermiszellwände, allein es ist dies nur der anatomische Ausdruck für die Nebenfunction dieser specifischen Assimilationszellen als Hautgewebe. Das Gleiche gilt für die Trichterzellen der Selaginellenblätter. — Bei Elodea canadensis geht das aus blos zwei Lagen chlorophyllreicher Zellen bestehende Laubblatt bis auf den Mittelnerv aus dem Dermatogen (Protoderm) des Stammscheitels hervor. Der Mittelnerv dagegen wird, wie von mir gezeigt wurde[14]), durch wiederholte regelmässige Theilungen einer subepidermalen Periblem- resp. Grundmeristemzelle und ihrer Descendenten angelegt.

Schliesslich noch einige Worte über den Vorgang und den Zeitpunkt der Differenzirung des Palissadengewebes. Ersterer charakterisirt sich stets durch lebhafte radiale Theilungen der meristematischen Mutterzellen, welche gewöhnlich annähernd so hoch als breit sind. Es vollzieht sich gewissermaassen vor den Augen des Beobachters die Einschaltung der vom Principe der Oberflächenvergrösserung geforderten Wände; man sieht, dass die Palissadenzellen nicht blos durch einfache Streckung von isodiametrischen Meristemzellen zu Stande kommen, wie mehrfach behauptet wurde. Was den Zeitpunkt dieser Wandbildungen betrifft, so ist derselbe, je nach der Species, verschieden. Bei Ficus elastica fällt der Beginn der Differenzirung des Palissadengewebes zeitlich zusammen mit den ersten Differenzirungsvorgängen im Protoderm, mit der Ausbildung der kleineren Gefässbündel und dem mittleren Entwickelungsstadium des mechanischen Systems. Bei Caragana frutescens erfolgt die Anlage des

Palissadengewebes viel früher, nämlich in der Zeit zwischen der Anlage der grösseren und kleineren Gefässbündel. Ebenso bei Ephedra vulgaris, in deren Zweigen die Palissadenzellen und die subepidermalen Bastbündel fast gleichzeitig angelegt werden.

Anmerkungen.

1) Betreffs der Gestalt und des Baues der Chloroplasten sind unter den neueren Abhandlungen namentlich folgende zu erwähnen: Fr. Schmitz, Die Chromotophoren der Algen, Verhandlungen des naturh. Vereins der pr. Rheinlande u. Westfalens 40. Jahrg. 1881; Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Chromatophoren, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik XV. Bd. 1884. Pringsheim, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze, Jahrbücher für wissensch. Botanik, XII. Bd. 1881; Arthur Meyer, Ueber den Bau und die Bestandtheile der Chlorophyllkörner der Angiospermen, Inaugural-Dissertation, Strassburg 1883; A. Tschirch, Zur Morphologie der Chlorophyllkörner, Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, I. Bd. 1883, 4. Heft. A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. XVI. Bd. 1885. G. Haberlandt, Die Chlorophyllkörper der Selaginellen, Flora 1888. — Vgl. ferner: A. Hansen, Die Farbstoffe des Chlorophylls, Darmstadt 1889, A. Arnaud, Recherches sur la composition de la carotine, sa fonction chimique et sa formule, Comptes rendus, T. CII. 1886. H. Immendorf, Das Carotin im Pflanzenkörper und Einiges über den grünen Farbstoff des Chlorophyllkorns, Landw. Jahrb. 1889. G. Stock, Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkrystalloide, Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen. H. Molisch, Das Phycoerythrin, seine Krystallisirbarkeit und chemische Natur, Bot. Ztg. 1894.

2) Ueber die Stärkeeinschlüsse der Chlorophyllkörper schrieben: J. Sachs, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Bildung des Amylum in den Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung, Bot. Zeitung 1862, p. 365; Sachs, Ueber d. Auflösung und Wiederbildung des Amylum in den Clorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung, Bot. Zeitg. 1864, p. 289; E. Godlewski, Abhängigkeit der Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern von dem Kohlensäuregehalt der Luft, Flora 1873, p. 378; J. Boehm, Ueber die Stärkebildung in den Keimblättern der Kresse, des Rettigs und des Leins, Sitzungsber. der Wiener Acad. der Wissensch. Derselbe, Ueber Stärkebildung aus Zucker, Bot. Zeitg., 1883. 69. Bd. 1874; Dehnecke, Ueber nicht assimilirende Chlorophyllkörner, Inaugural-Dissertation, Bonn 1880; A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Ztg. 1880. p. 881; Derselbe, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XVI.

3) J. Böhm, Beiträge zur näheren Kenntniss des Chlorophylls, Sitzungsber. der Wiener Academie, 1856; B. Frank, Ueber die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in der Zelle und deren innere und äussere Ursachen, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. VIII. 1872; Borodin, Ueber die Wirkung des Lichtes auf einige höhere Kryptogamen. Bull. d. l'Acad. imp. d. sciences de St. Pétersbourg, 1868; E. Stahl, Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche, Bot. Ztg., 1880, p. 297; Derselbe, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms, Bot. Ztg., 1880. A. F. W. Schimper, Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVI. G. Haberlandt, Ueber das Assimilationssystem, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. IV. 1886.

4) H. Pick, Beiträge zur Kenntniss des assimilirenden Gewebes armlaubiger Pflanzen, Bonn 1881.

5) C. A. Weber, Ueber specifische Assimilationsenergie, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, herausg. von J. Sachs, II. Bd. p. 343.

6) A. Brongniart, Recherches sur la structure et sur les fonctions des feuilles, Annal. des sciences nat. Sér. I. T. XXI. 1830. G. Haberlandt, Vergleichende Anatomie des assimilatorischen Gewebesystems der Pflanzen, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot., XIII. Bd. 1881; Derselbe, Ueber das Assimilationssystem, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., IV. Bd. 1886. E. Stahl, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Structur und Anordnung des Assimilationsparenchyms, Bot. Zeit. 1880; Derselbe, Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter, Jenaische Ztschr. f. Naturwissensch., 16. Bd. 1883. H. Pick, Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestalt und Orientirung der Zellen des Assimilationsgewebes, Bot. Centralblatt, 1882. I. Vesque, Sur les causes et les limites des variations de structure des végétaux, Annales agronomiques, T. IX und X. 1884. W. C. Areschoug, Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanzen, insbesondere auf die anatomische Structur der Blattorgane, Engler's bot. Jahrb., Bd. II. 1882. E. Heinricher, Ueber isolateralen Blattbau mit besonderer Berücksichtigung der europäischen, speciell der deutschen Flora, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XV. 1884. F. G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, Braunschweig 1886. G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887. A. Nilson, Das Assimilationssystem des Stammes, Bot. Centralblatt, 27. Bd. 1886. O. Eberdt, Ueber das Palissadenparenchym, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., Bd. VI. 1888. G. Bonnier, Etude expérimentale de l'influence du climat alpin sur la végétation et les fonctions des plantes, Bulletin de la Soc. bot. de France, T. 35. 1888. Derselbe, Cultures expérimentales dans les hautes altitudes, Comptes rendus, 1890. O. Loebel, Anatomie der Laubblätter, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XX. 1889. K. Leist, Ueber den Einfluss des alpinen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter, Mittheil. der naturf. Gesellsch. von Bern, 1889. A. Wagner, Zur Kenntniss des Blattbaues der Alpenpflanzen und dessen biologischer Bedeutung, Sitzungsberichte der Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. 101. 1892. M. Rikli, Beiträge zur vergl. Anatomie der Cyperaceen, mit besonderer Berücksichtigung der inneren Parenchymscheide, Jahrb. f. wissensch. Bot., 27. Bd. 1895; L. Montemartini, Intorno alla anatomia e fisiologia del tessuto assimilatore delle piante, Atti dell' Istituto botanico dell' Università di Pavia, Vol. IV. 1895. (Die letztgenannte Abhandlung enthält eine sehr vollständige Litteraturübersicht über die physiologische Anatomie des Assimilationssystems.)

7) Fr. Noll, Ueber das Leuchten von Schizostega osmundacea, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, III. Bd. 1888.

8) J. Sachs, Ein Beitrag zur Kenntniss der Ernährungsthätigkeit der Blätter, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, III. Bd. 1888. A. F. W. Schimper, Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern, Bot. Ztg., 1885. H. Brown and G. Morris, Contribution to the Chemistry and Physiology of Foliage Leaves, Journal of the Chemical Society, 1893. A. Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner, Jena 1895.

9) Ueber die Beziehungen des Lichtes zum Assimilationssystem, speciell zum Palissadengewebe vgl. die in Anmerkung 6) citirten Arbeiten von Stahl, G. Haberlandt, Heinricher, Volkens, Pick, Eberdt, Bonnier, Leist und Wagner.

10) In zweiter Linie mag auch, wie Wagner hervorhebt, die verhältnissmässig nicht unbedeutende Abnahme des absoluten Kohlensäuregehaltes der Luft mit zunehmender Seehöhe, sowie die stark verkürzte Vegetationszeit die Hochgebirgspflanzen veranlassen, ihr Assimilationssystem möglichst reichlich auszubilden.

11) Während von mir die Form und Orientirung der Palissadenzellen auf die beiden Bauprincipien der Oberflächenvergrösserung und der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege zurückgeführt werden, hat Stahl dieselben mit der Intensität und Richtung des einfallenden Lichtes in Zusammenhang gebracht und aus denselben erklärt. Indem die Chlorophyllkörner den zur Blattfläche senkrechten Wandpartien der Palissadenzellen anliegen, befinden sie sich in Bezug auf das die Blattfläche senkrecht treffende Sonnen- oder intensive Tageslicht in der bei so starker Beleuchtung vortheilhaften Profilstellung. Auf der ganz unverhältnissmässig starken Ausbildung der zur Oberfläche des Organs senkrecht orientirten Wandpartien, welche eben die Profilstellung der Chlorophyllkörner ermöglichen, beruht nach Stahl die Gestalt und Orientirung der Palissadenzellen. Die Hauptgründe, welche gegen diesen Erklärungsversuch sprechen, sind folgende:

1. Unter den in der freien Natur gegebenen Verhältnissen fällt das Sonnenlicht niemals dauernd senkrecht auf die Laubblattfläche ein. Bei dem wechselnden Stand der Sonne von Morgen bis Abend werden die in fixer Lichtlage befindlichen Laubblattspreiten von den Sonnenstrahlen unter den verschiedensten Winkeln getroffen, und wenn sich das Blatt in horizontaler Lage befindet, so kann dasselbe in unseren Breiten überhaupt niemals senkrecht bestrahlt werden. In Mitteleuropa (zwischen dem 45.—55. Breitengrade) beträgt die Mittagshöhe der Sonne am 21. Juni, also der höchste Sonnenstand, welcher überhaupt erreicht wird, 58,5—68,5 Grade. Was das diffuse Tageslicht betrifft, so fällt dasselbe ja von vornherein unter den verschiedensten Winkeln auf die Laubblattfläche ein. Die für das Assimilationssystem wichtigsten, annähernd senkrecht auffallenden Lichtstrahlen werden aber in Folge der unausbleiblichen Reflexionen, Brechungen und Absorptionen einerseits bedeutend geschwächt, und andererseits so stark zerstreut, dass schon in einer geringen Entfernung von der Epidermis von einer Profil- und Flächenstellung im gleichen Sinne, wie bei einem einschichtigen Moosblatt oder einem Farnprothallium überhaupt nicht mehr die Rede sein kann.

2. Bei vielen Pflanzen wird auch im tiefen Schatten ein Palissadengewebe ausgebildet, welches sogar aus mehreren Zelllagen bestehen kann. Besonders gilt dies für die Blätter wintergrüner Gewächse. Diesem Widerspruch sucht Stahl mit der Annahme zu begegnen, dass an die langlebigen Blätter der immergrünen Gewächse noch andere Ansprüche — grössere Festigkeit, Widerstand gegen Frost — gemacht werden, welche eine weitergehende Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse nicht gestatten. Doch ist nicht einzusehen, weshalb ein festerer Bau und Widerstandsfähigkeit gegen Frost die Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse beeinträchtigen sollen. Die Ausbildung von Palissadenzellen macht ja das betreffende Blatt in genannter Hinsicht nicht widerstandsfähiger. Uebrigens besitzen auch bei manchen Pflanzen mit im Herbste abfallenden Blättern die Schattenblätter ein typisches Palissadengewebe (Magnolia acuminata, Tropaeolum majus, Chelidonium majus nach Eberdt).

3. In Palissadenzellen mit seitlichem Anschluss an die untere Zelllage sind die Querwände auch dann stets von Chlorophyllkörnern entblösst, wenn sie eine geneigte oder zur Organfläche nahezu senkrechte Stellung zeigen, und demnach annähernd die Profilstellung ermöglichen würden, während andererseits auch die umgebogenen, zur Organoberfläche ungefähr parallel orientirten Theile der Seitenwände mit Chlorophyllkörnern dicht besetzt sind, obgleich sich die letzteren derart in dauernder Flächenstellung befinden. Ebenso sind auch die freien Enden der in Athemhöhlen hineinragenden Palissadenzellen in der Regel mit einem allseitigen Chlorophyllbeleg versehen, obgleich die obersten Chloroplasten dabei in die Flächenstellung gerathen.

4. Sehr häufig sind einzelne Palissadenzellen mehr oder weniger stark gekrümmt, wenn sie z. B. den Anschluss an Sammelzellen oder Leitparenchymscheiden erreichen sollen, oder wenn sie die Athemhöhlen der Spaltöffnungen begrenzen und überwölben. Selbst rechtwinkelige Krümmungen der Palissaden kommen vor (Scilla bifolia Fig. 94 *A*). Die Chlorophyllvertheilung in solchen Zellen unterscheidet sich in keiner Weise von jener in typischen, gerade gestreckten Palissaden: die Seitenwände sind überall gleichmässig von Chlorophyllkörnern bedeckt, obgleich auf diese Weise je nach dem Grade der Krümmung eine grössere oder geringere Anzahl von Körnern aus der Profil- in die Flächenstellung gelangt.

5. Da die so häufige Schiefstellung der Palissadenzellen, wie schon auf S. 250 aus einander gesetzt worden ist, nicht mit der Beleuchtungsrichtung zusammenhängt, so spricht dieselbe gegen die Stahl'sche Auffassung. In überhängenden Blättern sind die Palissadenzellen im unteren, aufrechten Blatttheile schief aufwärts, im oberen abwärts hängenden Theile schief abwärts orientirt, sie nehmen also in Bezug auf die Richtung des einfallenden Lichtes zwei einander entgegengesetzte Stellungen ein.

6. Beim Kranz-Typus (und verwandten Typen) sind von den radienförmig um das Gefässbündel herum angeordneten gestreckten Assimilationszellen die zwischen dem Gefässbündel und der Blattoberfläche gelegenen Zellen annähernd senkrecht zur Oberfläche orientirt, mithin als Palissadenzellen zu bezeichnen. Die seitlichen Zellen dagegen sind parallel zur Organoberfläche gelagert; dazwischen giebt es natürlich alle intermediären Stellungen. Da niemand bezweifeln wird, dass für die Streckung und Orientirung sämmtlicher Zellen des Kranzes ein und dasselbe Erklärungsprincip zu gelten hat, so ist auch für die Palissadenzellen des Kranzes eine Beziehung zur Richtung und Intensität des einfallenden Lichtes ausgeschlossen.

Dasselbe gilt ferner mutatis mutandis für jene reihenweise angeordneten, gestreckten Assimilationszellen, welche gekrümmte Curven bilden, die den ableitenden Gefässbündelscheiden zustreben (Scabiosa ucrainica, Fig. 108). Für die ganze Curve hat offenbar ein Erklärungsprincip zu gelten, sowohl für die oberste Zelle der Curve, welche noch eine typische Palissadenzelle ist, wie für die unterste Zelle, die zur Organoberfläche schräg oder sogar parallel orientirt ist.

7. Endlich darf nicht übersehen werden, dass die Palissadenzellen überhaupt blos einen Spezialfall in der Reihe der gestreckten Assimilationszellen bilden, welche zur Organoberfläche in der verschiedensten Weise orientirt sein können. Eine umfassende Erklärung der Form und Orientirung der Assimilationszellen hat alle Vorkommnisse gleichmässig zu berücksichtigen. Dies ist aber nicht möglich, wenn man Richtung und Intensität des einfallenden Lichtes zur Erklärung heranzieht. —

Von einer Anzahl von Forschern (Areschoug, Vesque, Kohl, Montemartini) wird das Auftreten von Palissadengewebe mit den Transpirationsverhältnissen in Beziehung gebracht; gesteigerte Transpiration soll die Ausbildung von Palissadengewebe begünstigen, welches von Areschoug geradezu als ein Schutzmittel gegen zu starke Transpiration aufgefasst wird. Diesem Forscher ist offenbar die später von Heinricher, Volkens, Gilg, Wagner u. A. constatirte Thatsache entgangen, dass das Palissadengewebe nicht immer blos enge Intercellularen aufweist, dass es auch sehr locker gebautes Palissadengewebe giebt, in welchem das Durchlüftungssystem eine mächtige Ausbildung erfährt. Wie Volkens gezeigt hat, besitzen gerade Wüstenpflanzen, welche im Bau ihres Hautsystems und ihrer Spaltöffnungen ein grosses Bedürfniss nach Transpirationsschutz erkennen lassen, häufig ein sehr lockeres Palissadengewebe. Es ist demnach ganz aussichtslos, die Form und Orientirung der Palissaden mit der gesteigerten Transpiration in Beziehung bringen zu wollen. Denn eine Verengerung der Intercellularräume kann eben so leicht wie im Palissadengewebe in einem aus isodiametrischen Zellen bestehenden Assimilationsparenchym erzielt werden. Und ebenso leicht wie in letzterem kann auch im Palissadengewebe eine Erweiterung der Durchlüftungsräume, beziehungsweise eine Vergrösserung der transpirirenden Oberfläche zu Stande kommen.

12) G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot., Bd. XVII. 1886. Fr. Magdeburg, Die Laubmooskapsel als Assimilationsorgan, Inaugural-Dissertation, Berlin 1886.

13) N. Wille, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi, K. Svenska Vetenskaps-Akademiens handlinger, Bd. 21. 1885. Vgl. auch A. Hansen, Ueber Stoffbildung bei den Meeresalgen, Mittheil. aus der zoolog. Station zu Neapel, II. Bd. 1893.

14) G. Haberlandt, Ueber Scheitelzellwachsthum bei den Phanerogamen, Mittheil. des naturw. Vereins für Steiermark, 1880.

Siebenter Abschnitt.

Das Leitungssystem.

I. Allgemeines.

In allen höher entwickelten Pflanzen finden während der ganzen Vegetationszeit Stoffleitungsvorgänge statt, deren Qualität und Ausgiebigkeit in den verschiedenen Vegetationsphasen eine sehr wechselnde ist. Ehe wir die Bahnen eingehender betrachten, in welchen die Leitung der Stoffe vorzugsweise stattfindet, wollen wir uns zunächst über die Beschaffenheit und ernährungsphysiologische Bedeutung dieser Stoffe orientiren.

Vor allem findet in der Landpflanze ein sehr ansehnlicher Wassertransport statt, welcher zum geringeren Theile auf Beschaffung des als Nährstoff sowie als Vegetationswasser dienenden Wasserquantums abzielt, zum weitaus grösseren Theile dagegen zur Deckung der Transpirationsverluste eingeleitet wird.

Theils unabhängig von diesem Wasserstrome, theils von ihm mitgerissen, bewegen sich die verschiedenen anorganischen oder organischen Nährstoffe von den Aufnahmsorganen aufwärts in die assimilirenden und wachsenden Pflanzentheile hinein. Bei den chlorophyllhaltigen Pflanzen, auf welche wir uns hier beschränken wollen, handelt es sich vor Allem um die sogenannten »Nährsalze«, deren Elemente zum grössten Theile in den »Aschenbestandtheilen« wiederkehren. — Endlich findet in der Pflanze auch eine mehr oder minder ausgiebige Wanderung von plastischen Bildungsstoffen statt, welche aus den assimilirenden Organen und Reservestoffbehältern nach den entsprechenden Verbrauchsstellen hingeleitet werden, mögen dieselben wachsende Pflanzentheile und Gewebe, oder anzufüllende Reservestoffbehälter sein. Hierher gehören verschiedene Kohlehydrate (Glycose, Stärke), Fette, Proteïnstoffe und Amide. Die Leitung aller dieser verschiedenartigen Stoffe regelt sich ganz nach den jeweiligen Bedürfnissen der Pflanze und ihrer Theile; sie erfolgt von den Wurzeln aufwärts in Stengel und Blätter, aus den Reservestoffbehältern in die ebengenannten Organe und in die Wurzeln, aus den Laubblättern in die Knospen, Blüthen, in reifende Samen und Früchte und wachsende Wurzeln u. s. f. Dabei kann natürlich von einem einheitlichen aufsteigenden und einem absteigenden Saftstrome nicht die Rede sein. Die einstige Lehre von der Saftcirculation in der Pflanze, vom rohen Nahrungssafte und von dem verarbeiteten Bildungssafte, beruhte auf einer viel zu weitgehenden Verallgemeinerung einzelner Stoff-

leitungsvorgänge, welche erst seit den wichtigen Untersuchungen von Sachs in das rechte Licht gestellt worden sind.

Das stoffleitende Gewebesystem der Pflanze ist unter allen Systemen am complicirtesten gebaut; seine Elemente sind von der grössten Formenmannigfaltigkeit. Selbständige Zellen und Zellfusionen, lebende und todte Elementarorgane sind am Aufbau des Leitungssystems betheiligt. Es erscheint dies begreiflich, wenn wir uns die Verschiedenartigkeit der Stoffe vergegenwärtigen, welche das Leitungssystem zu translociren hat. Im Interesse einer geregelten, stetigen Stoffleitung muss es gelegen sein, für die wichtigsten Stoffe besondere Leitungsbahnen auszubilden und so innerhalb des ganzen Systems dem Principe der Arbeitstheilung den weitesten Spielraum zu lassen. Dies ist schon deshalb nothwendig, weil häufig in ein und demselben Organe verschiedene Stoffe zu gleicher Zeit in entgegengesetzten Richtungen zu transportiren sind.

Wegen des so verschiedenartigen Baues der stoffleitenden Gewebe lassen sich nur wenige Merkmale angeben, welche allen gemeinschaftlich sind. Diese wenigen Merkmale erklären sich aus dem allgemeinen Bauprincipe, alle Bewegungshindernisse auf ein möglichst geringes Maass einzuschränken.

Die Art der Stoffbewegung in der Pflanze ist entweder eine moleculare oder eine Massenbewegung, sehr häufig auch eine Combination beider. Auf die rein physiologische Frage nach den dabei wirksamen Betriebskräften kann hier nicht näher eingegangen werden. So viel ist aber von vornherein gewiss, dass, mag es sich um Diosmose, Filtration oder was immer für eine Bewegungsform handeln, das Vorhandensein häufiger Querwandungen in den leitenden Geweben der Stoffleitung hinderlich sein wird, vorausgesetzt natürlich, dass die Bewegung im Inneren der Elemente und nicht in den Wandungen von statten geht. Es ergiebt sich daraus die Nothwendigkeit, die Zahl der Querwandungen in den leitenden Geweben einzuschränken und ihre Durchlässigkeit für die wandernden Stoffe zu erhöhen. Diesen Forderungen gemäss sind 1) die leitenden Elemente von mehr oder weniger langgestreckter Gestalt, und 2) die Querwandungen dünn und häufig mit zahlreichen Tüpfeln versehen, welche bisweilen zu wirklichen Poren, zu Löchern werden. Ueberdies erfolgt 3) häufig eine Vergrösserung der Diffusionsflächen, welche auf verschiedene Weise zu Stande kommen kann.

Ueber das erste dieser drei Hauptmerkmale ist hier nur Weniges zu bemerken. Wo immer die Stoffleitung in einer bestimmten Richtung bevorzugt wird, stellt sich gleichzeitig auch eine Streckung der leitenden Elemente ein. Besonders anschaulich wird diese Uebereinstimmung zwischen Bau und Function, wenn die Stoffleitungsbahnen sich kreuzen, wie z. B. im Holzkörper der Dicotylen. Ein gewisser Parallelismus zwischen der Länge der leitenden Elemente und der Intensität der Stoffleitung ist deutlich ausgesprochen, doch wäre es natürlich verfehlt, wenn man von ersterer ohne weiteres auf letztere schliessen wollte. Denn eine Beschleunigung der Stoffwanderung kann auch auf andere Weise, durch stärkere Tüpfelung der Querwände, durch grössere Weite und hierdurch bedingte Verringerung des Reibungswiderstandes etc. erzielt werden. Immerhin lässt sich die erwähnte Beziehung in zahlreichen Fällen leicht nachweisen. So sind z. B. die Wasserleitungsröhren in den Stengeln

meist lange Gefässe, in den letzten Bündelverzweigungen der Blätter dagegen viel kürzere Elementarorgane. Auch die Kohlehydrate translocirenden Leitparenchymzellen der Blätter zeigen gewöhnlich eine um so bedeutendere Streckung, je stärker der Strom der abzuleitenden Stoffe anschwillt.

Bezüglich des zweiten Hauptmerkmals, der Tüpfelbildung, ist vor Allem hervorzuheben, dass zwischen der einfachen Tüpfelung einer senkrecht zur Stromrichtung gestellten Zellwand und ihrer vollständigen Resorption alle Uebergänge vorhanden sind. Am häufigsten findet man einfache Tüpfel mit kreisrundem oder ovalem Umriss und oft fein perforirten Schliesshäuten. Derart getüpfelte Querwände sind besonders für die verschiedenen Arten des Leitparenchyms (Holzparenchym, Markstrahlen, Parenchymscheiden) charakteristisch. Wenn der Tüpfel sehr gross und die Schliesshaut zart ist, so liegt eventuell die Gefahr nahe, dass bei beträchtlichen Unterschieden im Turgor der benachbarten Zellen die Schliesshaut eingedrückt wird. Um dies zu vermeiden, sind solche Tüpfel häufig durch leistenförmige Verdickungen in mehrere Felder abgetheilt; diese mechanisch wirksamen Membranleisten bieten der Schliesshaut des gefelderten Tüpfels einen festen Widerhalt. Von Russow u. A. sind derartig gebaute Tüpfel in der secundären Rinde vieler Holzgewächse beobachtet worden.

Die Schliesshäute sehr vieler Tüpfel (in manchen Fällen auch ungetüpfelte Zellwände) sind von mehr oder minder zahlreichen, äusserst feinen Poren durchsetzt, in welchen zarte Plasmafäden die benachbarten Protoplasten miteinander verbinden. (Vgl. p. 49.) Die Bedeutung dieser Plasmaverbindungen als offener Communicationswege beim Stofftransport ist noch fraglich. Bei der Leichtigkeit, mit welcher die Diosmose durch dünne Wandpartien und durch die Plasmahaut erfolgt, sowie bei der grossen Zartheit der Plasmafäden, deren gesammte Querschnittsgrösse von der Flächenausdehnung der nicht perforirten Schliesshaut- und Wandpartien um ein vielfaches übertroffen wird, ist eine ansehnliche oder gar ausschliessliche Betheiligung der Plasmafäden beim Stofftransport ziemlich unwahrscheinlich. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass in einzelnen Fällen (so z. B. in manchen Endospermen) die Plasmaverbindungen bei der Stoffwanderung eine grössere Rolle spielen. Je weiter die Poren sind, die sie durchsetzen, um so eher wird dies zu erwarten sein. So kann es keinem Zweifel unterliegen, dass durch die grobporösen Siebplatten der Siebröhren, welche von den feinporösen Schliesshäuten gewöhnlicher Tüpfel nur graduell verschieden sind, ein ansehnlicher Durchtritt von Eiweisslösungen stattfindet.

Noch grössere Löcher in den trennenden Scheidewänden des Leitungssystems kommen durch die vollständige Resorption der Schliesshäute zu Stande. Auf diese Weise entstehen z. B. die Perforationen in den Querwänden der Milchröhren von Musa und Chelidonium; vor Allem sind hier aber die wasserleitenden Gefässe des Hadromtheiles der Gefässbündel und des Holzkörpers zu nennen, deren Querplatten hier und da noch erhalten und mit einigen grossen Löchern versehen sind, gewöhnlich aber bis auf einen schmalen ringförmigen Rand vollständig resorbirt erscheinen. Eine noch vollständigere Auflösung der Querwände zeigen die Milchsaftgefässe der meisten Cichoriaceen, Papaveraceen, Papayaceen u. A.; im ausgebildeten Zustande ist von den Querwänden keine Spur mehr zu sehen.

Den Schluss dieser ganzen Reihe bilden jene ungegliederten Milchröhren,

in welchen Querwände überhaupt gar nicht angelegt werden, welche nicht aus reihenweise verschmelzenden Meristemzellen hervorgehen, sondern in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht einzelnen Zellen gleichwerthig sind. Diese Zellen wachsen zu langen, sich vielfach verzweigenden Schläuchen aus, indem sie sich mit ihren Enden pilzhyphenartig zwischen die benachbarten Zellen eindrängen.

Ausser der Längsstreckung der leitenden Elemente und der Tüpfelung oder Perforation ihrer Querwände lässt sich im histologischen Bau des Leitungssystems nicht selten noch eine dritte Eigenthümlichkeit nachweisen, welche eine erleichterte Stoffwanderung zum Zwecke hat. Diese Einrichtung besteht darin, dass die von den strömenden Stoffen zu passirenden Querwände oder Schliesshäute möglichst vergrössert werden. Auf solche Weise erzielt die Pflanze eine grössere Diffusionsfläche, beziehungsweise eine grössere Anzahl von Tüpfeln und Poren. Wenn die ganze Querwand vergrössert wird, so kann dies auf zweierlei Art geschehen. Entweder behält die Querwand ihre ursprüngliche Stellung annähernd bei und ihrer Vergrösserung entspricht dann eine Anschwellung der betreffenden Zell- oder Gliedenden; dies ist z. B. bei den Siebröhren der primären Leptombündel, den Milchröhren der Zwiebelschalen von Allium-Arten, in den Blattspursträngen und dem axilen Leitbündel des Polytrichum-Stämmchens der Fall. Oder die Vergrösserung der Querwand wird durch ihre Schiefstellung erreicht, wodurch die leitenden Elemente eine prosenchymatisch zugespitzte Gestalt erlangen. Als hierhergehörige Beispiele sind die Siebröhren im secundären Leptom, die Cambiformzellen und wasserleitenden Tracheiden zu nennen. — Die Vergrösserung der Schliesshäute ist, analog dem ersten Falle der Querwandvergrösserung, mit einer trichterförmigen Erweiterung der Tüpfelcanäle verbunden. Solche Tüpfel kommen im Endosperm verschiedener Monocotylen und im Bastgewebe mancher Liliaceen vor. Sie sind an dieser Stelle blos deshalb zu erwähnen, weil sie den physiologischen Uebergang von den einfachen zu den sog. behöften Tüpfeln bilden, deren eigenthümlicher Bau allerdings, in Folge secundärer Anpassung an die Function der Wasserleitung, nicht mehr blos auf eine Vergrösserung der Diffusionsfläche abzielt.

Im Vorstehenden sind blos die verschiedenen histologischen Einrichtungen zur Beschleunigung und Erleichterung des Stofftransportes im Leitungssystem besprochen worden. Daneben giebt es aber auch noch rein physiologische Momente, welche dem gleichen Zwecke dienen. Hierher gehören u. A. die Plasmaströmungen, welche durch mechanische Mischung der wandernden Stoffe die Diosmose beschleunigen (vgl. p. 18), sowie überhaupt alle Einrichtungen, welche die Concentrationsdifferenz in hintereinander gelegenen Zellen erhöhen, oder durch chemische Metamorphose der wandernden Stoffe immer wieder auf's Neue hervorrufen. Damit sind wir bei der noch vielfach sehr räthselhaften Betheiligung der lebenden Protoplasten bei der Stoffwanderung angelangt, deren Erörterung nicht mehr in den Rahmen dieses Werkes gehört [1].

II. Die Elementarorgane der Stoffleitung.

A. Die Leitung des Wassers und der Nährsalze.

Fast alle Untersuchungen über die Wasserleitung in der Pflanze haben den Holzkörper der Dicotylen oder der Gymnospermen zum Ausgangspunkt. Es ist schon ein altes von St. Hales ausgeführtes Experiment, welches zeigt, dass, wenn von einem transpirirenden Zweige ein Rindenring abgelöst wird, die Blätter frisch und turgescent bleiben, während eine Unterbrechung des Holzkörpers alsbald das Welken des Laubes zur Folge hat. Da sich derartige Versuche mit gleichem Erfolge auch an den Stengeln krautiger Dicotylen anstellen lassen, so darf daraus geschlossen werden, dass schon vor der Bildung eines zusammenhängenden Holzkörpers, oder wenn ein solcher überhaupt nicht zu Stande kommt, wie bei den Monocotylen, die Leitung des Wassers ausschliesslich in den »Holztheilen« der primären Leitstränge vor sich geht. Lässt man von solchen Stengeln farbige Lösungen (z. B. Anilinblau, Eosin) aufsaugen, so sieht man direct, dass bei genügend starker Transpiration die Farbstofflösung blos in den Gefässbündeln rasch aufsteigt, und die mit entsprechenden Vorsichtsmassregeln unternommene mikroskopische Untersuchung solcher injicirter Stengel macht es zweifellos, dass die Lösung nur in den vorhin erwähnten Gefässbündeltheilen sich aufwärts bewegt. Besonders gut eignen sich zu derartigen Experimenten die durchsichtigen Stengel der Impatiens-Arten und Blüthen mit weissen Blumenblättern. Auf gleiche Weise wurde von mir das Wasserleitungsvermögen des Centralstranges in den Stämmchen und Fruchtstielen zahlreicher Laubmoose nachgewiesen.

Viel schwieriger als die Ermittelung des wasserleitenden Gewebes im Ganzen und Grossen war selbstverständlich die Lösung der Frage, in welchen Elementarorganen dieses Gewebes die Leitung des Wassers vor sich geht. Die Schwierigkeit lag grossentheils darin, dass der secundäre Holzkörper der Gymnospermen und Dicotylen, das Hauptobject aller einschlägigen Versuche, keine anatomisch-physiologische Einheit vorstellt. Im anatomischen Bau des Holzkörpers kommen nämlich zwei ganz verschiedene Principien zum Ausdruck: das Princip der Festigung und jenes der Stoffleitung; es fällt deshalb nicht leicht, von jedem einzelnen Elementarorgane des Holzes mit Bestimmtheit anzugeben, in welcher Weise es functionirt, ob es blos einem der beiden Principien, oder vielleicht allen zweien dienstbar ist. (Vergl. den XII. Abschnitt.)

Die aus dem Boden aufgenommenen Nährsalze schlagen zweifellos dieselben Leitungsbahnen ein, in welchen das Wasser aus den Wurzeln aufwärts transportirt wird. Die Identität der Leitungswege ergiebt sich schon aus dem Umstande, dass bei stärkerer Transpiration durch den aufsteigenden Wasserstrom ein wahrscheinlich sehr beträchtlicher Theil der gelösten Nährsalze mitgerissen wird. Es ist nicht anzunehmen, dass jener Theil der aufgenommenen Nährsalze, dessen Bewegung unmittelbar von den ernährungsphysiologischen Bedürfnissen der Pflanze geregelt wird, andere Leitungsbahnen einschlägt.

1. Der histologische Bau der Wasserleitungsröhren.

Die Elementarorgane der Wasserleitung sind die **Gefässe** oder **Tracheen** und die **Tracheiden**, welche in ihrer Gesammtheit ein die ganze Pflanze durchziehendes System von Wasserleitungsröhren bilden. Wir wollen uns zunächst mit ihren histologischen Merkmalen beschäftigen[2].

Im Allgemeinen sind die Gefässe und Tracheiden übereinstimmend gebaut. Der Hauptunterschied beider besteht darin, dass die Tracheiden ringsum geschlossene Membranen besitzen und demnach ihre Zellen-Individualität bewahrt haben, während die Gefässe aus reihenweise mit einander verschmolzenen Zellen entstanden sind und demnach Zellfusionen vorstellen. Auch im ausgebildeten Zustande des Gefässes sind die Zellen, aus welchen es hervorgegangen, als seine **Glieder** deutlich unterscheidbar. Die durchlöcherten Querwände des Gefässes sind entweder senkrecht zur Längsachse gestellt, in welchem Falle gewöhnlich je ein grosses rundes Loch vorhanden ist, das vom erhalten gebliebenen Rande der Querwand ringförmig umsäumt wird; oder die Querwände sind mehr oder minder stark geneigt, wobei die Perforationen meistens parallele Querspalten bilden (»leiterförmig durchbrochene Zwischenwände«).

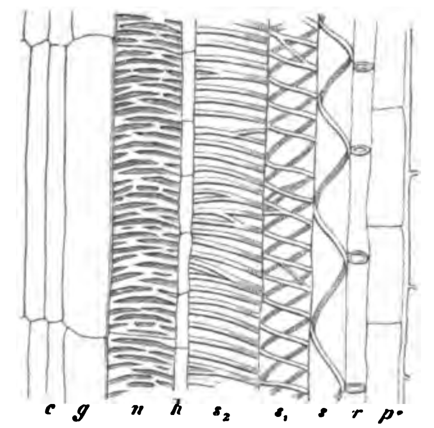


Fig 113. Radialer Längsschnitt durch den Hadromtheil eines Gefässbündels im Stengel von Oenothera odorata; *p* Leitparenchym; *r* ältestes Ringgefäss; *s* Spiralgefäss mit auseinandergezogenem Schraubenbande; s_1 jüngeres Spiralgefäss mit zwei Schraubenbändern, welche stellenweise miteinander verbunden, beziehungsweise gespalten sind: *h* Holzparenchymzellreihe; *n* netzfaserförmig verdicktes Gefäss; *g* jüngstes, eben in Entstehung begriffenes Gefäss; die Querwände sind noch nicht resorbirt; *c* Cambium.

Die Tracheiden sind in der Regel von langgestreckter, prosenchymatischer Gestalt; ihre Länge erreicht durchschnittlich kaum mehr als 1 mm; im Stengel und Blattstiel von Musa und Canna sind sie bei einer Weite von 0,08—0,1 mm über 1 cm lang und bei Nelumbium speciosum beträgt ihre Länge nach **Caspary** sogar über 12 cm. Die Gefässe sind selbstverständlich länger; nach **Strasburger** übertrifft aber ihre Länge durchschnittlich nicht 10 cm. Im Holz von Quercus pedunculata sind 2 m lange Gefässe schon recht zahlreich; bei Robinia pseudacacia erreicht eine relativ grosse Zahl von Gefässen 1 m. Noch länger werden sie bei den Lianen (3—5 m). Nur einzelne Gefässe durchziehen ununterbrochen die betreffenden Pflanzenorgane, vielleicht selbst den ganzen Pflanzenkörper. Auch ihre Weite ist sehr verschieden; den grössten Querdurchmesser erreichen die Gefässe bei den Schlinggewächsen (0,3—0,7 mm).

Die Wandungen der Gefässe und Tracheiden sind stets partiell verdickt. Nach der Form der Verdickungsmassen unterscheidet man **Ring-** und **Spiral**gefässe, **Netz-** und **Leiter**gefässe, **einfach** oder **behöft getüpfelte** Gefässe, resp. Tracheiden (Fig. 113). Bei der spiralfaserigen Verdickungsweise schwankt die Zahl der Fasern zwischen 1—4 und darüber. Die einzelnen Fasern sind

oftmals stellenweise gegabelt, ihre Windungen nicht selten durch schräge Anastomosen miteinander verbunden. Dass die ersten Gefässe, welche in einem jungen, in Streckung begriffenen Organe ausgebildet werden, ring- oder spiralförmig verdickt sind, erklärt sich aus dem Umstande, dass blos diese beiden Verdickungsweisen eine weitgehende Längsdehnung der verdickten Gefässwandungen zulassen. Thatsächlich rücken die Ringe und Windungen der Spiralfasern der jungen Gefässe in dem Maasse, als das Organ sich streckt, immer weiter auseinander. — Zwischen netzförmig verdickten und getüpfelten Gefässwandungen existirt keine scharfe Grenze.

Die Querschnittsform der faserigen Verdickungen ist halbelliptisch, rechteckig, mit abgerundeten Ecken (resp. Kanten), oder quadratisch; bisweilen springen sie als breite, scharfe Leisten auffallend tief in das Lumen der Röhre ein, z. B. im Stamme vieler Cacteen. Auch kommt es zuweilen vor, dass sich der Innenrand der Leiste plötzlich senkrecht zu ihrer Flächenausdehnung stark verbreitert, so dass der Querschnitt der ganzen Verdickung die Gestalt eines liegenden ⊢ besitzt. (Artanthe elongata, Nerium, Convolvulus Cneorum nach de Bary.)

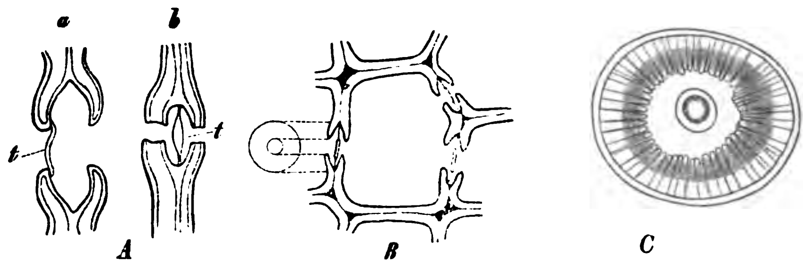


Fig. 114. Bau der Hoftüpfel von Pinus silvestris. *A* Tangential durchschnittene Hoftüpfel; *a* aus lufttrockenem Sommerholz, *b* aus Herbstholz; *t* Torus. Vergr. 750. *B* Querschnitt durch eine Tracheide; an den radialen Wandungen die Hoftüpfel. V. 400. *C* Hoftüpfel in der Aufsicht, die radiale Streifung des dünnen Randes der Schliesshaut zeigend. V. 1000. *A* und *C* nach Russow, *B* nach Strasburger.

Alle hier namhaft gemachten Verdickungsweisen (von den Hoftüpfeln abgesehen) haben die gleiche Aufgabe, nämlich eine genügende Aussteifung der Röhren zu bewerkstelligen, ohne einem eventuellen Stoffaustausche mit den benachbarten Elementen hinderlich zu sein. Die Nothwendigkeit solcher Aussteifungen ergiebt sich aus dem Umstande, dass die Tracheiden und Gefässe als todte Elementarorgane keinen Turgor entwickeln und deshalb den Ueberdruck der angrenzenden Parenchymgewebe auszuhalten haben.

Eine eingehendere Besprechung erfordert noch der Bau der sog. Hoftüpfel[3]. Die einfachen Tüpfel besitzen einen überall fast gleich weiten Tüpfelcanal. Bei den Hoftüpfeln dagegen erweitert sich dieser Canal gegen die Schliesshaut zu in sehr beträchtlichem Maasse, und da die Tüpfel zweier benachbarter Gefässe oder Tracheiden mit einander correspondiren, so kommt auf diese Weise ein linsenförmiger Tüpfelraum zu Stande, welcher durch die Schliesshaut wenigstens anfänglich in zwei Hälften getheilt wird. Die Schliesshaut ist nicht in ihrer ganzen Ausdehnung von gleicher Zartheit. Ein mittlerer scheibenförmiger Theil von etwas grösserem Durchmesser als die Weite der Tüpfelmündung ist mehr oder minder verdickt, und wird als Torus bezeichnet. Im Frühlingsholz der Coniferen erscheint derselbe im optischen Durchschnitt stabförmig, im

Herbstholz linsenförmig (Fig. 114 *A*). Der den Torus umsäumende überaus zarte Rand der Schliesshaut wird **Margo** genannt und zeichnet sich bei den Coniferen durch eine deutliche Radialstreifung aus, welche sich bis in den Rand des Torus hineinerstreckt (Fig. 114 *C*). Nach Russow dürften die Streifen des Margo ein wenig dicker sein, als die dazwischen gelegenen Areolen. Bemerkenswerth ist das grosse Tinctionsvermögen der Schliesshäute, welche Hämatoxylin, Eosin und andere Farbstoffe begierig speichern.

In der Flächenansicht der Zellmembran zeigen die Hoftüpfel mancherlei Verschiedenheiten, welche durch die wechselnde Gestalt des Hofes und des Tüpfelcanals bedingt werden. Der Umriss beider Theile kann kreisrund, elliptisch oder schmal spaltenförmig sein, und da sich in dieser Hinsicht der Hof und die Aussenmündung des Tüpfelcanals sehr häufig verschieden verhalten, so kommen die mannigfachsten Combinationen zu Stande.

Was die Anordnung der Hoftüpfel betrifft, so sind dieselben auf der betreffenden Wandfläche in senkrechten, horizontalen oder spiralig verlaufenden Reihen angeordnet; letzteres namentlich bei spaltenförmigem Tüpfelcanal. Die Vertheilung kann dabei eine lockere oder dicht gedrängte sein; in letzterem Falle sind die Tüpfelhöfe häufig von polygonalem Umriss.

Bisher war blos von den typischen »zweiseitigen« Hoftüpfeln die Rede, wie sie zwischen benachbarten Gefässen oder Tracheiden sich ausbilden. Wenn dagegen ein tracheales wasserleitendes Element an eine parenchymatische Zelle grenzt, welche plastische Baustoffe leitet oder speichert, so kommen blos »einseitige Hoftüpfel« zu Stande, weil nur die Tüpfel der dem trachealen Elemente zugehörigen Wandpartie behöft sind. Die Schliesshäute dieser Tüpfel besitzen niemals einen Torus; sie bleiben gänzlich unverdickt und wölben sich in Folge des Turgors der angrenzenden Zellen gegen die Hofwände vor; dass die Schliesshäute sogar schlauchartig durch die Tüpfelcanäle in das Innere der Gefässe hineinwachsen können, werden wir später noch ausführlicher hören.

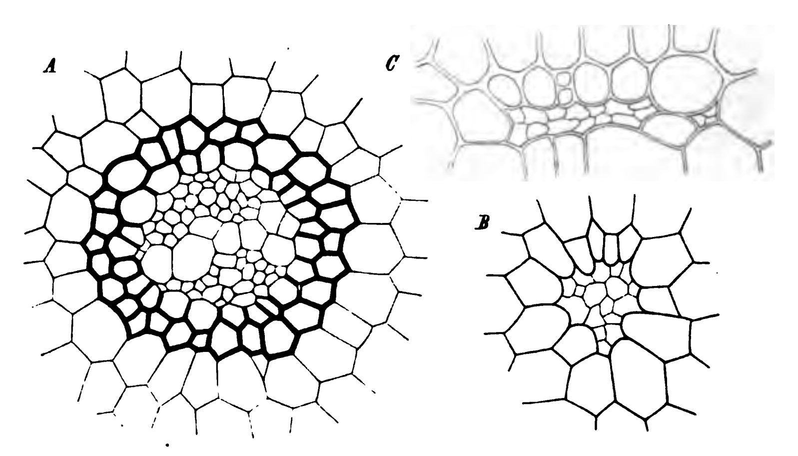


Fig. 115. *A* Querschnitt durch den Centralstrang der Seta von Meesia longiseta. Das Tracheidenbündel wird von einer Schutzscheide umgeben. *B* Querschnitt durch den Centralstrang von Rhynchostegium murale. *C* Querschnitt durch einen bandförmigen Blattspurstrang in der Stämmchenrinde von Mnium rostratum.

Zum Schlusse ist hier noch auf die rudimentäre Ausbildung der wasserleitenden Elemente in den Stämmchen und Fruchtstielen zahlreicher Laubmoose einzugehen[4]). Wie von mir nachgewiesen wurde, sind die Zellen des typischen einfachen Centralstranges der Laubmoose (Fig. 115) als rudimentäre Tracheiden aufzufassen. Sie sind von langgestreckt prosenchymatischer Gestalt, englumig und besitzen in den meisten Fällen dünne, zarte Zellwände. Die schiefen Querwände zeichnen sich auch dann durch besondere Zartheit aus, wenn die Längswände mehr oder minder verdickt sind. Fast ausnahmslos sind die Wandungen vollkommen glatt, ohne Andeutung einer Sculptur oder Tüpfelung. Bei Mnium punctatum und Bryum leucothrix weisen die Zellwände im oberen angeschwollenen Ende des Centralstranges der weiblichen Pflänzchen querspaltenförmige Tüpfel auf, welche bei Bryum besonders zahlreich sind. In zartwandigen Centralsträngen treten nicht selten längs der Zellkanten Verdickungen auf, wodurch der Strangquerschnitt ein collenchymartiges Aussehen erhält (Dicranum scoparium). Bei den Polytrichumarten bilden die Tracheiden auf dem Querschnitt des Stranges einzelne Gruppen, die durch stark verdickte und meist rothbraun tingirte Wandungen von einander geschieden sind (Fig. 116 t_1). Die einzelnen Zellen der Gruppen dagegen sind blos durch zarte Membranen von einander getrennt. Die Betrachtung successiver Querschnitte lehrt, dass die einzelnen Zellgruppen in ihrem Längsverlaufe in einander übergehen, und dass die zarten Zellwände innerhalb dieser Gruppen theils die sehr schief gestellten Scheidewände der prosenchymatischen Tracheiden, theils zarte Längswände sind, welche in ihrem weiteren Verlaufe an Dicke allmählich zunehmen. Die verdickten Partien der letzteren stellen also ein aussteifendes Gerüste vor, welchem dieselbe Aufgabe zukommt, wie den verschiedenartigen Wandverdickungen der Gefässe und Tracheiden der höher entwickelten Pflanzen.

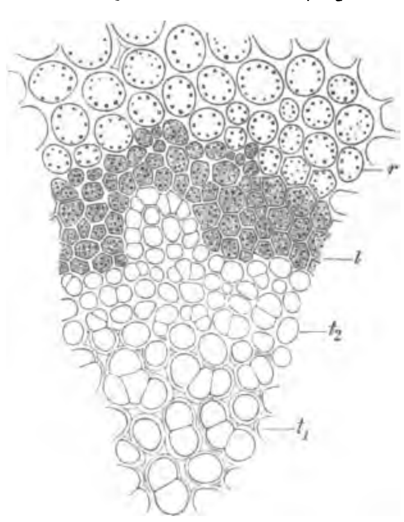


Fig. 116. Theil eines Querschnittes durch das Leitbündel des Stämmchens von Polytrichum juniperinum; r Rindenparenchym, l Leptom, t_1 derbwandige Tracheiden mit gebräunten Wandungen. t_2 periphere Tracheiden mit farblosen Wänden.

2. Die physiologische Function der Gefässe und Tracheiden[5]).

Die gegenwärtig herrschende Auffassung, dass wir in den Gefässen und Tracheiden keine Durchlüftungscanäle zu erblicken haben, wie früher angenommen wurde, sondern dass die genannten Röhren die Wasserleitungsbahnen der Pflanze vorstellen, stützt sich zunächst auf eine Reihe von Untersuchungen über den Inhalt der Gefässe und Tracheiden zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten.

Die unmittelbare, mikroskopische Untersuchung des Inhaltes der genannten Elementarorgane ist zuerst von Volkens an krautartigen Gewächsen, ferner an Blättern, Blattstielen und den jüngsten Zweigen verschiedener Laubbäume angestellt werden. Die zu untersuchenden Stengelstücke wurden mittelst einer eigens hierzu construirten Doppelscheere gleichzeitig an zwei Punkten, und zwar in einem Abstande von 2—3 cm durchschnitten. Wurden nun rasch Längsschnitte angefertigt und dieselben trocken unter dem Mikroskope beobachtet, so konnte das Vorhandensein von Wasser in den Gefässen und Tracheiden leicht nachgewiesen werden. Volkens spricht auf Grund seiner derart durchgeführten Untersuchungen den Satz aus, »dass die Gefässe krautartiger Pflanzen in den frühesten Morgenstunden, so lange die Transpiration fehlt oder nur geringfügig bleibt, nur Wasser in ihrem Innern führen und dass im Laufe des Tages ein Theil des Wassers durch Luft ersetzt wird«. In den vorhin genannten Organen verschiedener Bäume (Prunus, Platanus) wurde in einer Höhe von 10 und mehr Meter über dem Erdboden selbst an warmen Sommertagen noch mehr oder weniger Wasser in den Gefässen vorgefunden. In den Gefässen und Tracheiden der Blattspreiten wurde nach längerer Transpiration gewöhnlich Wasser mit Luftblasen abwechselnd, zuweilen nur Luft und selten blos Wasser beobachtet. In den letzten Bündelauszweigungen der Blattspreiten enthalten die Tracheiden gewöhnlich blos Wasser. —

Der Inhalt der trachealen Elemente im Holze älterer Stämme und mehrjähriger Zweige wurde von Schwendener und Strasburger durch directe Beobachtung ermittelt. Ersterer schnitt mittelst eines Pressler'schen Zuwachsbohrers (ein in der Forstwirthschaft häufig benütztes Instrument) cylindrische Zapfen aus dem zu untersuchenden Baumstamm heraus, nachdem, um das Eindringen von atmosphärischer Luft in die geöffneten Gefässe und Tracheiden zu verhüten, die Höhlung des Bohrers vorher mit ausgekochtem Wasser oder Glycerin gefüllt worden war. Die mikroskopische Untersuchung geschah ebenfalls in luftfreiem Wasser. Die im Laufe des Monates Mai aus den Stämmen von Fagus silvatica, Quercus Robur, Alnus glutinosa, Betula alba, Salix sp. und Pinus silvestris herausgebohrten Holzzapfen enthielten in ihren Gefässen (resp. Tracheiden) neben Wasser stets auch mehr oder minder reichlich Luftblasen. Für Fagus silvatica bestimmte Schwendener auch die mittlere Länge der miteinander abwechselnden Wassersäulen und Luftblasen. Die zwischen 30. Mai und 23. Juni vorgenommenen Messungen ergaben eine mittlere Länge der Wassersäulen von 0,06—0,182 mm, und eine mittlere Länge der Luftblasen von 0,22—0,392 mm. Dabei ist zu bemerken, dass sich die Spannung der Gefässluft mit derjenigen der Atmosphäre ausgeglichen hatte. Da, wie wir später hören werden, die in den Gefässen enthaltene Luft mehr oder minder verdünnt ist, so sind im unverletzten Holzkörper die Luftblasen natürlich entsprechend länger. — Auch Strasburger kommt auf Grund seinen Untersuchungen zu dem Ergebniss, dass die Gefässe und Tracheiden des Holzes neben Wasser auch Luftblasen enthalten. Dabei ist aber der Luftgehalt der für die Wasserleitung besonders beanspruchten peripherischen Bahnen stets am geringsten. Wenn Gefässe und Tracheiden vorhanden sind, so enthalten die weiten Gefässe am meisten Luft. Wo blos Gefässe als Wasserbahnen entwickelt sind, wie im Holze von Ficus, Acacien und Weiden, da ist ihr Luftgehalt stets

ein geringer. Auch die primären Leitungsbahnen der Wurzeln weisen nur wenige Luftblasen auf.

Von einer Reihe von Forschern ist der Wasser- und Luftgehalt der Gefässe und Tracheiden auf experimentellem Wege festgestellt worden. Boehm war der erste, welcher entgegen der damals herrschenden Ansicht den Wassergehalt der Gefässe folgendermaassen nachzuweisen versuchte. Zweige von Acer, Aesculus, Betula, Tilia etc. von 1—2 cm Dicke und gegen 50 cm Länge wurden von einem Ende aus durch Quecksilberdruck mit Luft injicirt. Dabei erwiesen sich alle Gefässe des Querschnittes oder doch die des peripheren Holzes bei einem Ueberdruck von einer Atmosphäre als impermeabel; oft wurde aus ihnen eine bald versiegende Flüssigkeitsmenge ausgetrieben. Daraus folgerte Boehm, dass die Gefässe wasserhaltig sind. — Dass die Gefässe transpirirender Zweige und Aeste auch Luft und zwar solche von geringer Tension enthalten, ist bereits von Th. Hartig behauptet, doch erst von Höhnel sicher nachgewiesen worden. Derselbe zeigte nämlich, dass in unter Quecksilber abgeschnittenen Zweigen das Quecksilber trotz des grossen capillaren Widerstandes bis zu 70 cm hoch in die Gefässe eindringt; das setzt natürlich eine sehr weitgehende Luftverdünnung in diesen Röhren voraus, welche nur so zu erklären ist, dass das zur Zeit geringer oder sistirter Transpiration durch osmotische Druckkräfte in die Gefässe gepresste Wasser bei lebhafter Transpiration rascher entleert wird, als die Wiederfüllung von statten geht. Da in Folge des fast luftdichten Abschlusses der Gefässe und Tracheiden von den Durchlüftungsräumen der Pflanze das Eindringen von Luft in die entleerten Gefässe nur äusserst langsam erfolgen kann, so kommt bei lebhafter Transpiration die von Höhnel nachgewiesene geringe Gasspannung zu Stande. — Auf experimentellem Wege, mittelst sorgfältiger Wägungen, suchte endlich R. Hartig über die Quantität des Wasser- und Luftgehaltes der Gefässe und Tracheiden Aufschluss zu gewinnen. Er fand dabei, dass der Inhalt der wasserleitenden Elementarorgane des Holzkörpers zu jeder Jahreszeit aus Saft und Luft besteht, und zwar beträgt der erstere Bestandtheil so viel, dass, eine volle Sättigung der Zellwände vorausgesetzt, bei den gefässführenden Laubhölzern das liquide Wasser mindestens $^1/_3$, oft aber $^2/_3$ des Zellinneren einnimmt. Bei den gefässlosen Nadelhölzern beträgt es im ungünstigsten Falle $^2/_3$, im höchsten Fall $^9/_{10}$ des Zellinneren. — Allerdings blieb bei diesen Bestimmungen unberücksichtigt, dass die verschiedenen Wasserleitungsröhren ein und desselben Holzkörpers zu gleicher Zeit einen oft sehr verschiedenen Wassergehalt aufweisen.

Was den Inhalt der rudimentären Tracheiden des Centralstranges im Laubmoosstämmchen betrifft, so wurde von mir gezeigt, dass derselbe gleichfalls aus wässeriger Flüssigkeit und nach starker Transpiration aus verdünnter Luft besteht. In vereinzelten Fällen kommen im ausgebildeten Centralstrange auch Stärkekörner und Oeltropfen vor (Mnium undulatum, Polytrichum).

Wenden wir uns jetzt nach Besprechung des Inhaltes der Gefässe und Tracheiden den experimentellen Nachweisen und anatomischen Thatsachen zu, aus welchen hervorgeht, dass die Gefässe und Tracheiden nicht blos wasserhaltige, sondern zugleich auch wasserleitende Organe sind.

In experimentell-physiologischer Hinsicht ist hier zunächst auf jene Beobachtungen hinzuweisen, welche sich auf die in der normalen, unverletzten

Pflanze abspielenden Vorgänge der Füllung und Entleerung der Gefässe und Tracheiden beziehen. Wir wissen einerseits, dass die Füllung der genannten Röhren im Wurzelsystem durch osmotische Druckkräfte erfolgt, welche im lebenden Parenchym der Wurzeln ihren Sitz haben; und andererseits ist erwiesen, dass im Bereich der transpirirenden Laubblätter eine mehr oder minder rasche Entleerung der Gefässe und Tracheiden in Folge der osmotischen Saugung stattfindet, welche das transpirirende Blattparenchym ausübt. Aus der Gegenüberstellung dieser beiden Thatsachen ergiebt sich mit logischer Nothwendigkeit, dass in den zwischen den absorbirenden Wurzeln und den transpirirenden Zweigen gelegenen Abschnitten des ganzen Röhrensystems eine Fortleitung von Wasser stattfinden muss. —

Seit jeher war man bestrebt, diese Fortleitung auf geeignete Weise direct zu demonstriren. Man benützte zu diesem Zwecke Farbstoff- oder Salzlösungen, welch letztere nach Zusatz bestimmter Reagentien farbige Niederschläge liefern, und liess dieselben von abgeschnittenen Zweigen oder auch von den Wurzeln unverletzter Pflanzen aufsaugen. Solche Versuche sind schon im vorigen Jahrhundert ausgeführt und bis auf die neueste Zeit fortgesetzt und mannigfach variirt worden. Alle diese Experimente lehrten übereinstimmend, dass die betreffenden Lösungen in den Gefässen und Tracheiden am raschesten aufsteigen; freilich wird dabei meist aus der Färbung der den Farbstoff speichernden Zellwände auf den Aufstieg der Lösung geschlossen, was deshalb zu mancherlei Täuschungen führen kann, weil das Tinctionsvermögen der Zellwände und die Eignung der betreffenden Elementarorgane zur Wasserleitung natürlich in gar keiner Beziehung zu einander stehen. Von vornherein werden daher jene Versuche die vertrauenerweckendsten sein, bei welchen der Aufstieg der farbigen Lösung selbst, und nicht erst die Secundärerscheinung, die Tinction der Wände, beobachtet wird. So zeigte z. B. Elfving, dass bei der Durchsaugung von rother, wässeriger Eosinlösung durch das Holz von Taxus baccata und anderen Coniferen die verdickten Zellwände der Tracheiden ungefärbt bleiben, während sich ihre Lumina mit tiefrother Flüssigkeit füllen. Immerhin eignen sich solche Versuche mit Farbstofflösungen kaum dazu, wenn es gilt, nicht blos die allgemeinen Bahnen der Wasserleitung festzustellen, sondern die Saftwege im Einzelnen zu ermitteln.

Von einer Reihe von Forschern wurden besondere Versuche zu dem Zwecke des Nachweises angestellt, dass sich das aufsteigende Wasser im Lumen der Gefässe und Tracheiden, und nicht in den verholzten Wänden derselben bewegt, wie letzteres schon von Unger und in neuerer Zeit besonders von Sachs behauptet wurde. Bei allen diesen Versuchen handelte es sich um eine künstliche Verstopfung der Lumina und ihren Einfluss auf die Wasserleitung. Elfving injicirte Zweige von Taxus baccata, Fraxinus, Quercus pedunculata u. a., sowie Halme von Zea Mais mit geschmolzener rothgefärbter Cacaobutter, stellte nach Erstarrung des Fettes eine frische Schnittfläche her und suchte dann Wasser durch dieselbe zu pressen. Das Resultat war stets ein negatives; es stellte sich heraus, dass das Holz seine Durchlässigkeit für Wasser verliert, sobald die Lumina der Gefässe und Tracheiden mit Fett verstopft sind. Um dem Einwande zu begegnen, dass durch das Fett die Querschnittsflächen der Zellwände ihrer Fähigkeit, für Wasser leicht permeabel zu sein, beraubt wurden,

ersetzten Scheit und Errera die Cacaobutter durch mit Eosin gefärbte resp. mit chinesischer Tusche versetzte Gelatine. Errera liess dabei die Gelatinelösung von den transpirirenden Zweigen selbst einsaugen und beobachtete hierauf ein baldiges Welken der Blätter. Durch diesen Versuch ist überzeugend dargethan, dass sich das Wasser im Lumen der trachealen Leitungsbahnen aufwärts bewegt.

In Bezug auf den Nachweis, dass die Gefässe und Tracheiden thatsächlich wasserleitende Röhren sind, kommen rein anatomische und histologische Argumente naturgemäss erst in zweiter Linie in Betracht. Ihre Beweiskraft ist keine vollkommen zwingende, doch dürfen sie in einem pflanzenanatomischen Werke nicht vollständig übergangen werden. Da ist zunächst auf die ausnahmslose Continuität der Gefässe und Tracheiden, von den letzten Wurzelverzweigungen an bis hinauf in die obersten Blattspitzen hinzuweisen: wären die Gefässe und Tracheiden blosse Wasserreservoire, wie mehrfach angenommen wird, so wäre diese Continuität überflüssig und unerklärlich. Dazu kommt als weiteres Argument die röhrenförmige, langgestreckte Gestalt der genannten Organe, welche sie im Zusammenhang mit den erwähnten physiologischen Erfahrungen als Leitungsbahnen kennzeichnet. Sehr bemerkenswerth ist ferner die allgemeine Thatsache, dass zwischen den Ansprüchen an das Wasserleitungsvermögen eines Organs und der Anzahl und Weite seiner Gefässe und Tracheiden ein weitgehender Parallelismus herrscht. In einem späteren Kapitel wird darauf noch näher einzugehen sein. — In Bezug auf den histologischen Bau der Wandungen der Gefässe und Tracheiden sind hier die Hoftüpfel zu erwähnen, deren Einrichtung nur unter der Voraussetzung halbwegs verständlich wird, dass die genannten Röhren in ihrem Lumen Wasser leiten. Auch dieser Punkt soll später ausführlicher besprochen werden.

Ueberblicken wir jetzt nochmals die in Bezug auf die Wasserleitung in der Pflanze zweifellos sicher gestellten Thatsachen, so beschränken sich dieselben auf folgende Punkte: 1) die Gefässe und Tracheiden enthalten Wasser und Luft in einem nach den Tages- und Jahreszeiten schwankenden Mengenverhältnisse. 2) Die Gefässluft zeigt eine verschiedene, oft sehr niedrige Spannung. 3) Die Füllung der Gefässe und Tracheiden mit Wasser erfolgt durch osmotische Druckkräfte, die vorwiegend im Wurzelsystem ihren Sitz haben. 4) Die theilweise Entleerung der genannten Organe wird durch die in Folge der Transpiration eintretende osmotische Saugung seitens des Blattparenchyms bewirkt. 5) Auf rasche Entleerung ist die Luftverdünnung in den Gefässen zurückzuführen. 6) Die Gefässe und Tracheiden fungiren als wasserleitende Röhren, wobei sich das Wasser im Lumen derselben bewegt.

Für kleinere, krautartige Pflanzen reichen diese Thatsachen vollkommen aus, um den Vorgang der Wasserleitung in ihren Gefässen und Tracheiden genügend verstehen zu können. Der Wurzeldruck ist gross genug, um das gesammte System der trachealen Bahnen von den Wurzeln bis in die Blattspitzen hinauf mit continuirlichen Wasserfäden zu füllen; sehr häufig ist dieser Druck sogar so gross, dass durch eigene Apparate, die Hydathoden, für die Entfernung des überschüssig aufgenommenen Wassers gesorgt werden muss, um eine Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser zu verhüten. Andererseits liegt das ganze Wasserleitungssystem im Bereiche der von den transpirirenden Blättern ausgehenden osmotischen Saugung.

Anders liegt aber die Sache bei den hochstämmigen Bäumen, auf die sich naturgemäss das Hauptinteresse in Bezug auf die Frage des Saftsteigens concentrirt. Da in den Gefässen und Tracheiden ihres Holzkörpers während der ganzen Vegetationsperiode zusammenhängende Wasserfäden meist nicht vorhanden sind, so taucht sofort eine Reihe von Schwierigkeiten auf, sobald wir uns über die näheren Vorgänge der Wasserleitung zu orientiren versuchen und die für die Hebung grösserer Wassermengen auf beträchtliche Höhen erforderlichen Betriebskräfte ins Auge fassen.

Wenn die mit den Luft-Wasserketten gefüllten Gefässe und Tracheiden zu Bündeln vereinigt auftreten, so dass sie sich seitlich unmittelbar berühren, so ist bei der leichten Permeabilität der getüpfelten Röhrenwände für Wasser ein continuirlicher Wasserstrom an den in relativer Ruhe verharrenden Luftblasen vorüber leicht möglich, vorausgesetzt, dass die Luftblasen nicht zu lang sind. Dieselben verhalten sich dann, wie Schwendener sagt, gleichsam wie Inseln eines Flusses in der netzartig getheilten Strömung. Anders verhält sich aber die Sache, wenn sich die Wasserleitung in Gefässröhren vollzieht, welche ringsum an nicht leitende Gewebe grenzen, wie dies nach Strasburger bei Salix- und Ficus-Arten, ferner bei verschiedenen Leguminosen der Fall ist. In solchen Fällen, an welche sich aber zweifellos alle jene Hölzer anschliessen, in welchen sich continuirliche Gefässbahnen ausbilden, sind in Bezug auf den Vorgang des Saftsteigens von vornherein verschiedene Möglichkeiten gegeben. Durch entsprechende Betriebskräfte können die Luft-Wasserketten — sogenannte Jamin'sche Ketten — als solche verschoben werden, wobei allerdings nicht zu übersehen ist, dass die Gefässe nur ausnahmsweise so lang sind, wie die Stämme und Zweige selbst. Zu dem Widerstande, den die Jamin'schen Ketten selbst ihrer Verschiebung entgegensetzen, summirt sich also der sehr beträchtliche Widerstand, den die Luftblasen an den Enden der Gefässe bei ihrem Durchtritt durch die für sie sehr schwer permeablen Querwände erfahren. Noch viel schwieriger wäre natürlich diese Art der Bewegung in einem Tracheidensystem, weil hier die Anzahl der zu passirenden Scheidewände eine viel grössere ist. — Die Wasserströmung könnte ferner in der Weise vor sich gehen, dass nicht die Jamin'schen Ketten als solche verschoben werden, sondern dass, wie Vesque und namentlich Strasburger annehmen, ein seitliches Vorbeifliessen des Wassers längs der Luftblasen stattfindet; zwischen der Röhrenwand und den Luftblasen müsste also eine dünne Wasserschicht vorhanden sein, welche die scheinbar isolirten Luftblasen mit einander verbindet. — Endlich ist aber auch möglich, dass, wie zuerst von Westermaier angenommen wurde, die an die Gefässe und Tracheiden angrenzenden lebenden Zellen des Holzparenchyms, eventuell der Markstrahlen, wie Saug- und Druckpumpen fungiren, welche den einzelnen Wassersäulen der Jamin'schen Kette auf osmotischem Wege Wasser entziehen und dasselbe in höher gelegene Säulen, beziehungsweise Röhrenabschnitte wieder hineinpressen. — Natürlich sind auch mannigfache Combinationen dieser verschiedenen Möglichkeiten nicht ausgeschlossen. Ueber mehr oder minder begründete Vermuthungen und Hypothesen ist aber die Forschung bis jetzt in Bezug auf alle diese Fragen nicht hinausgekommen.

Dies ist auch der Grund, weshalb wir bisher über die Function der für die Wände des Wasserleitungssystems so charakteristischen Hoftüpfel nichts Genaueres angeben können.

Wie Schwendener betont hat, entspricht der Bau der gehöften Tüpfel zunächst dem Bedürfniss, die Filtrationsfläche zu vergrössern, ohne die Festigkeit der Wand mehr als nöthig zu beeinträchtigen. Die Entstehung des »Hofes« durch Ueberwölbung des Tüpfelraumes beruht also gewissermaassen auf einem Compromiss zwischen dem Princip der Festigung und der Stoffleitung. Damit ist aber noch nicht die charakteristische Ausbildung der Schliesshaut, die Bildung jenes verdickten Torus erklärt, welcher, wie die directe Beobachtung lehrt, der Mündung des Tüpfelcanals angepresst werden kann und so einen dichten Verschluss derselben zu bewirken vermag. Der Hoftüpfel ist sonach zweifellos noch einer speciellen Function angepasst worden, er stellt, wie Russow gezeigt hat, ein winziges Klappenventil vor. Die ganze Construction des Hoftüpfels weist wenigstens deutlich auf diese Function hin. Der Torus der Schliesshaut, von welchem man annehmen muss, dass er für Wasser und im imbibirten Zustande auch für Luft nur schwer durchlässig ist, wird bei einseitig zu- oder abnehmendem Drucke so dicht und fest an die Canalmündung angepresst werden, dass ein verhältnissmässig vollkommener Verschluss erzielt wird. Die Sicherheit dieses Verschlusses wird bei geringer Verdickung der Hofwand durch die von Russow beobachtete Einkrümmung des Canalrandes noch mehr erhöht. Der dünne Rand der Schliesshaut dehnt sich dabei ringsum elastisch aus, oder er war schon vorher breit genug, um sich der einen oder anderen Hofwand dicht anlegen zu können. Bei fehlendem oder zu kleinem Druckunterschied wird der Torus der Mündung des Canals nur lose oder gar nicht angedrückt, und da der zarte Rand der Schliesshaut für Wasser jedenfalls in hohem Grade permeabel ist, so kann die Filtration ganz ungehindert von statten gehen.

Wie gross der einseitige Ueberdruck sein muss, möge er nun von Luft oder Wasser ausgeübt werden[6]), um den Verschluss der Hoftüpfel zu bewirken, ist noch nicht sicher festgestellt. Da, wie schon Russow mitgetheilt hat, beim Austrocknen frischen Coniferen-Splintholzes stets Tüpfelverschluss eintritt, und zwar in der Weise, dass die Schliesshäute nach dem Orte stärkster Luftverdünnung aspirirt erscheinen, so beträgt der hierzu erforderliche Ueberdruck jedenfalls weniger als eine Atmosphäre. Die Ansaugung der Schliesshäute an die Tüpfelwand ist dabei eine so starke, dass sich die Tori napfartig in die Tüpfelcanäle hineinwölben. Von Pappenheim wurde auf Grund von Filtrationsversuchen berechnet, dass sich im Coniferenholz die meisten Tüpfel bei einem Ueberdrucke von 5 cm Quecksilber, d. i. ungefähr der 15. Theil einer Atmosphäre, schliessen, doch kann von einer auch nur annähernden Genauigkeit solcher Angaben aus verschiedenen Gründen nicht die Rede sein. — Ein wirklich luft- und wasserdichter Abschluss kann durch das Ansaugen der Tori begreiflicherweise nicht erzielt werden; die Filtrationsfähigkeit für Luft und Wasser wird, wie Pappenheim und Strasburger auch experimentell gezeigt haben, durch den Tüpfelverschluss nur sehr herabgesetzt.

In welcher Art nun die Hoftüpfel als Klappenventile beim Vorgange des Saftsteigens eingreifen, ist vorläufig noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Strasburger erblickt in ihnen selbstthätige Mechanismen, durch welche die in entleerten Leitungsbahnen herrschende niedrige Gasspannung so lange mehr oder weniger unverändert erhalten bleibt, bis eine Neufüllung der Bahn möglich

wird; so bleiben die entleerten Bahnen der Function der Wasserleitung erhalten, da sie bei reichlicherem Lufteintritt ihre Leitungsfähigkeit einbüssen würden.

Nur mit wenigen Worten soll schliesslich auf die gleichfalls noch ungelöste Frage nach den Betriebskräften bei der Wasserleitung in hochstämmigen Bäumen eingegangen werden. Da es sich hierbei um ein rein physiologisches Problem handelt, so genüge der Hinweis darauf, dass weder die Capillarität, noch der äussere Luftdruck, noch der Wurzeldruck als Betriebskräfte von genügender Leistungsfähigkeit fungiren können, und dass auch diosmotische Bewegung, ferner ein gasförmiges Aufsteigen des Wassers ausgeschlossen sind. Eine eventuell sehr bedeutende Kraftquelle wird allerdings durch die Transpiration geboten, die unter Umständen eine starke osmotische Saugung einzuleiten vermag, dann nämlich, wenn die Transpiration sehr stark und die Turgorsenkung des transpirirenden resp. saugenden Blattparenchyms eine bedeutende ist. Unter normalen Transpirationsverhältnissen wird aber diese Senkung keine beträchtliche sein. Wenn daher neuerdings Askenasy im Anschluss an Dixon und Joly die innere Cohärenz des Wassers geltend macht, um eine unmittelbare Uebertragung der durch die Transpiration eingeleiteten Saugwirkung auf das Wurzelsystem wahrscheinlich zu machen, so wird dadurch in der Beurtheilung der Leistungsfähigkeit dieser Saugung als Betriebskraft im Principe nichts geändert.

Auf Grund eingehender Berechnungen und Erwägungen über das Verhalten der Jamin'schen Luft-Wasserketten nimmt Schwendener an, dass die durch die Transpiration bedingte Saugwirkung in diesen Ketten in der Regel nur auf die dünneren Aeste beschränkt bleibt und voraussichtlich nur selten über die Basis der Krone herabreicht. Da aber andererseits die Druckwirkung von unten (der Wurzeldruck) bei unseren Laubbäumen höchstens 1—2 m über die Erdoberfläche hinaufreicht, »so kann die Bewegung der Jamin'schen Kette in demjenigen Theile des Stammes, welcher zwischen den bezeichneten Grenzen liegt, nur durch Kräfte bewirkt werden, welche im Stamme selbst ihren Sitz haben«. Indem nun Schwendener annimmt, dass diese Betriebskräfte in noch nicht näher bestimmter Weise von den lebenden Zellen des Holzes geliefert werden, schliesst er sich der schon vorher von Westermaier, Godlewski und Janse ausgesprochenen Auffassung an, wonach das Saftsteigen kein rein physikalischer Vorgang, sondern ein Lebensprocess ist.

Strasburger hat nun diese Auffassung experimentell zu widerlegen versucht, indem er nachwies, dass giftige Lösungen (Kupfersulfat, Pikrinsäure), welche die lebenden Zellen des Holzes rasch tödteten, tagelang in bis zu 20 m hohen Baumstämmen aufstiegen und bis in die transpirirende Krone gelangten. Damit scheint nun allerdings die Nothwendigkeit der Mitwirkung lebender Zellen beim Saftsteigen selbst für hohe Bäume ausgeschlossen zu sein. Wenn sich auch gegen diese Art der Versuchsanstellung, wobei abgeschnittene Stämme mit ihrem unteren Ende in Flüssigkeit tauchen, Bedenken erheben lassen, und wenn auch ferner der Luftdruck Wassersäulen, die oben in Jamin'sche Ketten übergehen, über 10,8 m hoch heben kann, so ist doch andererseits zuzugeben, dass die Versuche Strasburger's die Hypothese von der Betheiligung lebender Zellen beim Saftsteigen stark erschüttert haben.

3. Die verschiedene Verwendung von Gefässen und Tracheiden.

Obgleich zwischen Gefässen und Tracheiden in Bezug auf Länge und Weite mancherlei Uebergänge vorhanden sind, so ist es doch eine vollkommen berechtigte Frage, ob wohl der bei den Angiospermen so deutlich ausgesprochenen Differenzirung des Wasserleitungssystems in Gefässe und Tracheiden auch eine verschiedene Verwendung dieser Elementarorgane entspricht. Die anatomische Untersuchung giebt hierauf eine bestimmte, unzweideutige Antwort: sobald überhaupt die angegebene Differenzirung eintritt, dienen, wie bereits Schwendener bemerkt hat, die Gefässe vorwiegend der Wasserlieferung auf grössere Entfernungen, die Tracheiden dagegen in erster Linie localen Bedürfnissen. Am deutlichsten tritt uns diese verschiedene Verwendung in den typischen Blatt- und Stengelorganen entgegen. Die in den Stengeln verlaufenden Hauptbahnen des Saftstroms bestehen vorwiegend oder ausschliesslich aus Gefässen, die seitlichen Abzweigungen dieser Hauptbahnen, welche in den Laubblättern ein dichtes Netz bilden, um das grüne Blattgewebe möglichst gleichmässig mit Wasser zu versorgen, werden hauptsächlich oder ausschliesslich von Tracheiden gebildet. Dasselbe gilt vielfach auch für die seitlichen Anastomosen der Gefässbahnen benachbarter Leitbündel oder des secundären Holzkörpers (z. B. der Eiche).

Die Gefässe charakterisiren sich gegenüber den Tracheiden nicht blos durch ihre mehr oder minder bedeutende Länge als die Hauptbahnen der Wasserleitung; auch ihre durchschnittlich grössere Weite steht damit im Zusammenhange. Einzelne Ausnahmen können diese Regel nicht umstossen. So wurde bereits bei früherer Gelegenheit auf die ausnehmend langen und weiten Tracheiden in den Stengeln und Blattstielen von Musa und Canna, sowie von Nelumbium hingewiesen.

Die durch die Ausbildung von Gefässen und Tracheiden gekennzeichnete Arbeitstheilung entspricht selbstverständlich einer höheren Organisationsstufe. Dementsprechend finden wir, dass bei den Moosen die wasserleitenden Elementarorgane ausschliesslich rudimentäre Tracheiden sind; ebenso sind bei den Pteridophyten mit wenigen Ausnahmen (Pteris aquilina, Wurzel von Athyrium filix femina) blos Tracheiden gefunden worden. Bei den Coniferen enthalten selbst die Hadromtheile der primären Gefässbündel des Stammes blos Tracheiden. Der secundäre Holzkörper dieser Pflanzen besitzt gleichfalls nur »Fasertracheiden«. Erst bei den Dicotylen werden die typisch ausgebildeten Gefässe auch im secundären Holze häufiger und sind bei Weiden, Ficus-Arten und verschiedenen Leguminosen sogar die alleinigen Wasserbahnen.

4. Die Ausbildung des Wasserleitungssystems bei verschiedenen Ansprüchen an sein Leitungsvermögen [7]).

Je grösser die Transpiration einer Pflanze ist, desto grössere Ansprüche werden natürlich an das Leitungsvermögen ihres Wasserleitungssystems gestellt. Durch Vermittelung der Transpiration sind demnach Grösse und Zahl der Laubblätter, ferner auch Klima und Standort für die quantitative und qualitative Ausbildung der Gefässe und Tracheiden von maassgebender Bedeutung. Endlich

beeinflussen auch gewisse Besonderheiten der Lebensweise oder des architektonischen Aufbaues die Ausbildung der Wasserbahnen.

Die im Allgemeinen selbstverständliche Abhängigkeit der Zahl und Weite der Wasserbahnen von der Grösse der transpirirenden Laubflächen macht sich, wie von Jost auf experimentellem Wege gezeigt wurde, auch in der Entwickelung des einzelnen Individuums zuweilen in sehr auffallender Weise geltend. Wenn man an Keimpflanzen von Phaseolus multiflorus eines der beiden Primordialblätter oder auch höher stehende Laubblätter, und eventuell auch noch ein oder mehrere Achselknospen, vor ihrer Entfaltung, im jugendlichen Zustande entfernt, so bleiben im Stengel die in die abgeschnittenen Blätter und Knospen ausbiegenden Gefässbündel, speciell deren wasserleitende Röhren, rudimentär. Aehnliche Resultate erzielte Jost auch mit Keimpflanzen von Helianthus annuus und Vicia faba. Es findet hier also eine zweckmässige Selbstregulation statt, das Ausbleiben der Entwickelung von Transpirationsflächen hemmt rechtzeitig die Ausbildung der betreffenden Leitungsbahnen im Stengel.

Wenn die Herabsetzung, resp. Aufhebung der Transpiration nicht durch Entfernung der transpirirenden Organe, sondern durch Erhöhung der Luftfeuchtigkeit oder durch vollständiges Eintauchen in Wasser erzielt wird, so kommt es gleichfalls zu einer schwächeren Ausbildung des Wasserleitungssystems. Dies beobachtete z. B. Kohl bei Untersuchung des Stengelbaues von in feuchter und trockener Atmosphäre gezogenen Individuen von Lamium album, Isopyrum thalictroides, Aster chinensis und Lycopus europaeus. Hierher gehört auch eine ältere Beobachtung Boehm's, welche die grosse Anpassungsfähigkeit der Weidenzweige an geänderte, die Ansprüche an das Wasserleitungsvermögen modificirende Verhältnisse darlegt. Werden abgeschnittene Zweige von Salix fragilis im Frühjahre nach Beginn der Holzbildung unter Wasser getaucht, so fahren sie gewöhnlich auch unter den neuen Verhältnissen fort, sich zu verdicken, das neugebildete, oft aus mehr als 20 Zelllagen bestehende Holz ist aber nach Boehm gefässlos. Eine gleichfalls bedeutende Plasticität beobachtete Schenck bei Cardamine pratensis; submers wachsende Individuen dieser Landpflanze besitzen in ihren Stengeln ein auffallend stark reducirtes Wasserleitungssystem. Dass sich bei wirklich amphibischen Pflanzen die gleiche Plasticität bemerkbar macht, ist leicht begreiflich.

Die weitgehendste Reduction der trachealen Wasserbahnen lässt sich natürlich in submers lebenden Wasserpflanzen beobachten. Bei der Mehrzahl dieser Gewächse findet in den jungen Stengeltheilen zwar eine Anlegung von Ring- und Spiralgefässen statt, allein dieselben gehen sehr bald auf lange Strecken vollständig zu Grunde und an ihre Stelle tritt ein Intercellularcanal. So verhält sich die Sache z. B. bei verschiedenen Potamogetonarten, bei Zanichellia, Althenia, Cymodocea u. a. Blos in den Knoten bleiben die Gefässe erhalten. Bei Elodea canadensis werden 1—2 axile Gefässe angelegt; bei Beginn der Streckung verschwinden sie überall, auch in den Knoten. Bei Ceratophyllum findet nach Sanio nicht einmal eine Anlage von Gefässen statt. Bemerkenswerth ist, dass die eiweissleitenden Organe von dieser Degeneration durchaus nicht in Mitleidenschaft gezogen werden. Die Leitung der Eiweisssubstanzen vollzieht sich eben unabhängig von dem Medium, in dem die Pflanze vegetirt.

Dass bei den meisten submers lebenden Phanerogamen in den jugendlichen Internodien doch noch Gefässe angelegt werden, könnte als eine Vererbungserscheinung im Sinne des sog. »biogenetischen Grundgesetzes« betrachtet werden, da ja die untergetauchten phanerogamen Wasserpflanzen sicher von Landpflanzen abstammen. Doch ist es nicht wahrscheinlich, dass die spärlichen Gefässe der jungen Stengeltheile vollständig functionslos sind. Durch das häufige Auftreten von sog. Wasserspalten und anderen Oeffnungen über den Bündelenden der Blätter wird es wenigstens sehr wahrscheinlich gemacht, dass in jenen Gefässen thatsächlich eine Saftbewegung stattfindet. Offenbar wird durch die erwähnten Oeffnungen Flüssigkeit, Blutungssaft ausgepresst, was zum Theil der Beförderung von Nahrungsstoffen, zum Theil der Entfernung von Endproducten des Stoffwechsels dienen mag.

So wie verringerte sprechen sich auch gesteigerte Ansprüche an die Leitungsfähigkeit des wasserleitenden Röhrensystems in seiner Ausbildung deutlich aus. Ein lehrreiches Beispiel bilden in dieser Hinsicht die Schling- und Kletterpflanzen. Für den Bau des Leitungssystems ist hier, wie Westermaier und Ambronn gezeigt haben, der Umstand maassgebend, dass die Leitungsbahnen stark eingeengt und dabei sehr lang sind. Es ergiebt sich daraus die Nothwendigkeit einer möglichst vollständigen Beseitigung aller Hindernisse, welche einer raschen Stoffleitung im Wege stehen. Beim Wassertransport in den Gefässen handelt es sich nun behufs einer schnelleren Fortbewegung um eine möglichste Verringerung der Adhäsion des Wassers an den Gefässwänden. Am zweckmässigsten wird eine solche Verminderung der Adhäsion durch die Vergrösserung des Querschnittes der leitenden Canäle erreicht; denn bei gleich bleibender Höhe eines Cylinders wächst die Mantelfläche desselben proportional dem Radius, der Inhalt dagegen proportional dem Quadrate des Radius der Grundfläche. Nun ist es eine schon längst bekannte Eigenthümlichkeit der Schling- und Kletterpflanzen, dass ihre Stengel und Stämme im Vergleich zu jenen der aufrecht stehenden Pflanzen sehr weite Gefässe besitzen. Dieselben können schon makroskopisch mit Leichtigkeit beobachtet werden. Im Nachstehenden sind die durchschnittlichen Durchmesser der grösseren Gefässe einiger Schling- und Kletterpflanzen (nach Westermaier und Ambronn) verzeichnet; des Vergleiches halber habe ich einige Angaben über die Weite der Gefässe im Holze mehrerer unserer Laubbäume (nach Wiesner) danebengestellt.

	Mikromill.		Mikromill.
Hypanthera guapeva	600—700	Eiche	200—300
Calamus Rotang	350	Ulme	158
Anisosperma Passiflora	300	Esche	140
Passiflora laurifolia	200	Birke	85
- edulis	200	Erle	76
Glycine sinensis	200	Linde	60
Aristolochia spec.	140	Birnbaum	40
Serjania spec.	120	Buchsbaum	28

In jüngeren Zweigen sind die Gefässe enger, als in den späteren Zuwachszonen, was sich wohl aus dem Umstande erklärt, dass in den ersteren die Leitung des Wassers nicht auf so weite Entfernungen hin stattfindet.

Der auf diesen biologischen Verhältnissen beruhende Unterschied in der

Weite der Gefässe ist besonders auffällig, wenn man Stammquerschnitte von kletternden oder schlingenden und aufrechten Formen derselben Gattung betrachtet. So erreicht z. B. bei Galium Aparine der Gesammtquerschnitt der grösseren Gefässe das 6 fache desjenigen bei Galium verum. Selbst an verschiedenen Organen von ein- und derselben Pflanze sind solche Unterschiede wahr-

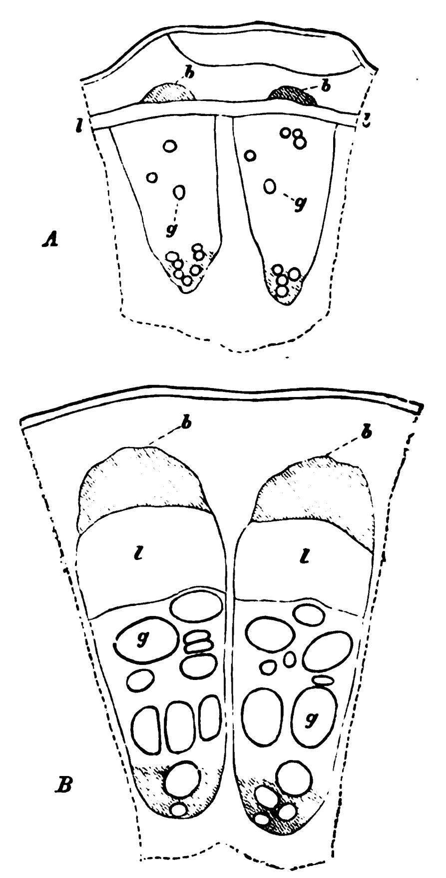


Fig. 117. Schematische Darstellung des Unterschiedes im anatomischen Bau der Ranken und der blatttragenden Zweige von Vitis vinifera. (Beide Figuren sind mittelst des Zeichenprismas entworfen.) *A* Partie aus dem Querschnitt durch eine ausgebildete Ranke. *B* Partie aus dem Querschnitt durch einen einjährigen Zweig. In beiden Figuren bezeichnet *l* das Leptom, *g* die Gefässe, *b* die Baststränge; die innenseitigen schraffirten Partien bezeichnen die primären Hadromtheile (Markkrone). Vergl. den Text.

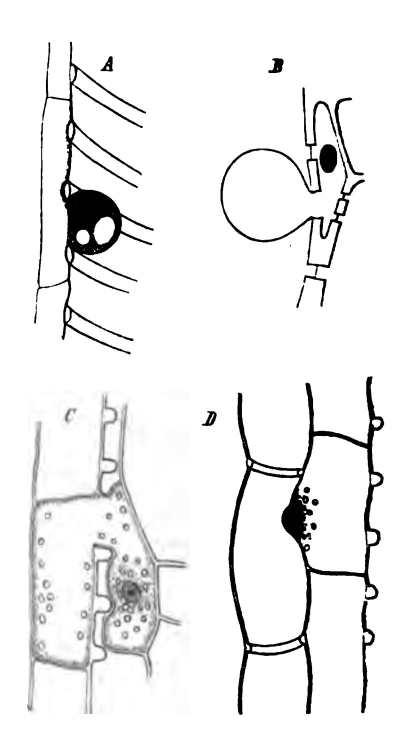


Fig. 118. *A* junge Thylle eines Spiralgefässes im Blattstiel von Monstera deliciosa. *B* Thylle eines Tüpfelgefässes in einem Zweige von Robinia pseudacacia. *C* ältere, *D* in Anlage begriffene Thylle eines Spiralgefässes im Blattstiel von Cucurbita maxima.

nehmbar. Man vergleiche z. B. die Weite und die Anzahl der Gefässe in den Ranken und in den blatttragenden Zweigen von Vitis vinifera. Die Verschiedenheiten bezüglich der Ansprüche an das Wasserleitungsvermögen dieser Organe können anatomisch nicht auffallender zum Ausdruck kommen. Ein Blick auf die vorstehende Abbildung (Fig. 117) beweist dies mit hinreichender Deutlichkeit.

5. Die Thyllen[5]).

Die Lumina der Wasserleitungsröhren werden häufig auf kleinere oder grössere Strecken hin von blasigen Aussackungen der angrenzenden Parenchymzellen mehr oder minder dicht erfüllt. Dies sind die sog. Thyllen, deren Entwickelungsgeschichte zuerst von einem Ungenannten verfolgt und klargelegt worden ist. Gewöhnlich sind es die Schliesshäute einseitiger Hoftüpfel, in Ring- und Spiralgefässen circumscripte Membranstücke zwischen zwei Ringleisten, resp. zwei Windungen der Spiralfaser, welche sich durch Flächenwachsthum in das Innere des Gefässes einstülpen. Eine einzelne Parenchymzelle kann eine oder auch mehrere Thyllen bilden. Ihr Inhalt besteht, so lange sie leben, aus Zellsaft und Protoplasma, in welchem oft der eingewanderte Kern der Parenchymzelle enthalten ist. Die Wände der Thyllen bleiben meist dünn und sind, wenn benachbarte Thyllen miteinander verwachsen, in der Regel mit correspondirenden Tüpfeln versehen. Bereits der Ungenannte hat angegeben, dass sich die Thylle nur selten durch eine Scheidewand von der betreffenden Parenchymzelle abgliedert. Molisch hat eine solche Trennung blos bei Cuspidaria pterocarpa und Robinia beobachten können. In der Regel sind also die Thyllen blos Aussackungen der betreffenden Parenchymzellen, nicht aber selbständige Zellen.

Die Function der Thyllen scheint keine einheitliche zu sein. Da sie besonders häufig unter den Schnittflächen von Aststümpfen und an den beiderseitigen Enden von Stecklingen auftreten, und zwar in so reichem Maasse, dass sie sich gegenseitig abplatten und das Gefässlumen streckenweise lückenlos ausfüllen, so kann in diesen Fällen ihre zuerst von Boehm ausgesprochene Deutung als Verstopfungseinrichtungen mechanisch verletzter Wasserbahnen nicht wohl bezweifelt werden. Auch die im Kernholz oder im alternden Splint des secundären Holzkörpers ohne vorausgegangene Verletzung auftretenden Thyllen haben augenscheinlich die gleiche Aufgabe. Wenn die Thyllen sklerenchymatisch verdickte Wände erhalten, wie bei Piratinera guianensis und Mespilodaphne Sassafras, dienen sie offenbar zur Erhöhung der Festigkeit des Kernholzes. Wenn sie gleich den Parenchymzellen Stärkekörner enthalten, fungiren sie, wie schon der Unbekannte betont hat, als stärkespeichernde Organe. So sind z. B. in den Rhizomen von Aristolochia Clematitis und Serpentaria die Thyllen im Winter so stärkereich, dass die Gefässe auf kurze Strecken ganz vollgepfropft erscheinen. — Alle diese für die betreffenden Fälle gewiss berechtigten Annahmen betreffs der Function der Thyllen erklären aber noch nicht ihr häufiges Auftreten in den unverletzten Gefässen krautartiger Pflanzen und auch mancher Holzgewächse, wobei die Thyllen so klein bleiben, dass sie sich nicht berühren und daher auch nicht als Verstopfungseinrichtungen dienen können; auch findet ja in den Thyllen durchaus nicht immer Stärkespeicherung statt. In solchen Fällen dürften, wie ich vermuthe, die Thyllen auf irgend eine Weise in den Process der Stoffleitung eingreifen, indem sie die Berührungsflächen der Parenchymzellen und der Gefässe vergrössern. So könnten sie z. B. das Zustandekommen des Blutungsdruckes in den Gefässen beschleunigen, Zucker in diese hineinpressen oder umgekehrt gleich Haustorien, denen sie gleichen, dem Transpirationsstrome gewisse darin gelöste Stoffe entziehen. Für eine derartige

Function spricht auch der Umstand, dass nach Reess die Thyllenbildung in mehrjährigen Gefässen oft längere Zeit hindurch andauert; es hat den Anschein, als sollten die alten functionsuntüchtig gewordenen Thyllen durch neue ersetzt werden. Die anatomisch-physiologische Untersuchung der Thyllen ist demnach noch keineswegs als abgeschlossen zu betrachten.

B. Die Leitung der plastischen Bildungsstoffe.

Wenn der erste Schritt zur Differenzirung des Leitungssystems der Landpflanzen in der Bildung gesonderter Bahnen für den Transport des Wassers und der plastischen Baustoffe bestand, so finden wir auf der zweiten Stufe die Arbeitstheilung noch weiter vorgeschritten; es findet eine Trennung der leichter diosmirenden Baustoffe von den schwerer diosmirenden statt, und dementsprechend differenziren sich auch die Leitungsbahnen dieser Körper. In die erste Gruppe gehören die Kohlehydrate und das aus der Spaltung der Eiweisssubstanzen hervorgegangene Asparagin, zu welchem sich wahrscheinlich noch andere Amide gesellen. Die Wanderung dieser Stoffe erfolgt im Leitparenchym. Die zweite Gruppe umfasst die verschiedenen Eiweisssubstanzen, deren Transport bei den höher entwickelten Pflanzen hauptsächlich in den Siebröhren, zum Theile wohl auch in den Cambiformzellen vor sich geht. Im wesentlichen die gleichen Bahnen schlägt bei Pangium edule auch die Blausäure ein, die nach den schönen Untersuchungen Treub's bei dieser Pflanze das erste nachweisbare stickstoffhaltige Assimilationsproduct vorstellt. — Eine besondere Stellung nehmen endlich die Milchröhren ein, da in denselben beiderlei Baustoffe geleitet werden und da sie überdies als Excretbehälter fungiren.

1. Das Leitparenchym.

Unter der Bezeichnung »Leitparenchym« sollen hier jene parenchymatischen Zellenzüge von im wesentlichen gleicher Function zusammengefasst und gemeinschaftlich charakterisirt werden, welche in den Blattspreiten die Parenchymscheiden der Gefässbündel und das Parenchym der »Nerven«, in Blattstielen und Stengeln vorzugsweise das Rindenparenchym, in den Leptom- und Hadromtheilen der primären Gefässbündel den typisch parenchymatischen Antheil bilden. In physiologischer Hinsicht repräsentiren die angeführten Parenchymgewebe insofern eine Einheit, als sie hauptsächlich zur Leitung der stickstofflosen Bildungsstoffe, besonders der Kohlehydrate (Glycose Wanderstärke) bestimmt sind [9]).

Die Elemente des Leitparenchyms sind mehr oder minder gestreckte, dünnwandige, im Hadrom gewöhnlich verholzte, mit einem lebenden Plasmakörper versehene Zellen, deren Querwände behufs einer leichteren Stoffleitung häufig mit einfachen Tüpfeln versehen sind. In den Dicotylen-Laubblättern besitzen die Zellen der Parenchymscheiden nicht selten seitliche Arme, an welche sich die zuleitenden Schwammparenchymzellen anschliessen. Als Inhalt tritt abgesehen von einem Plasmaschlauche im Zellsaft gelöster Zucker oder feinkörnige, transitorische Wanderstärke auf. Sehr häufig enthalten die Leitparenchymzellen

Chlorophyllkörner; doch ist ihre Assimilationsthätigkeit wohl in allen Fällen nicht bedeutend und trägt blos den Charakter einer Nebenfunction an sich. Viel ausgesprochener ist häufig eine andere Nebenfunction des Leitparenchyms, die der Stoffspeicherung nämlich, welche zur Zeit der Vegetationsruhe, wenn die Stoffleitung sistirt ist, sogar zur Hauptfunction werden kann.

2. Die Cambiformzellen.

Die Cambiformzellen sind langgestreckte, zartwandige Zellen mit prosenchymatisch zugespitzten oder zugeschärften Enden und mehr minder stark entwickeltem Plasmakörper (Fig. 122 *c*). Sie weichen in typischer Ausbildung von den Cambiumzellen, aus denen sie sich entwickelt haben, nur wenig ab und diese Aehnlichkeit kommt auch in ihrer Bezeichnung zum Ausdruck. Ihre Wände sind namentlich an den Zellenden stark getüpfelt; ferner deutet entsprechende Tüpfelung an, dass sie auch mit benachbarten Leitparenchym- und Geleitzellen im Stoffverkehr stehen. Häufig werden die Cambiformzellen durch nachträgliche Querwände getheilt, resp. gefächert und sind dann durch mancherlei Uebergangsformen mit typischem Leitparenchym (Leptomparenchym) verbunden [10]).

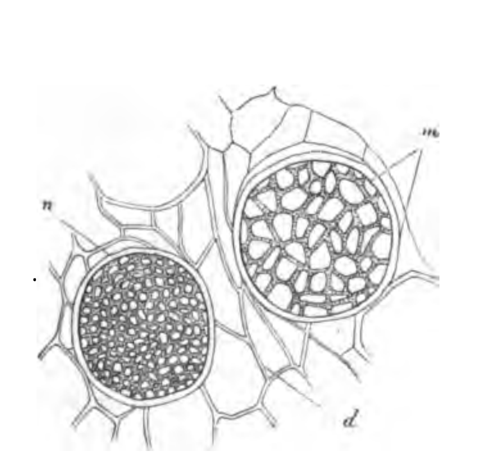


Fig. 119. Theil eines Querschnitts durch ein Gefässbündel von Lagenaria vulgaris; *m* weitmaschige, *n* engporige Siebplatte, die ganze horizontale Endfläche eines Siebröhrengliedes einnehmend. V. 375. Nach de Bary.

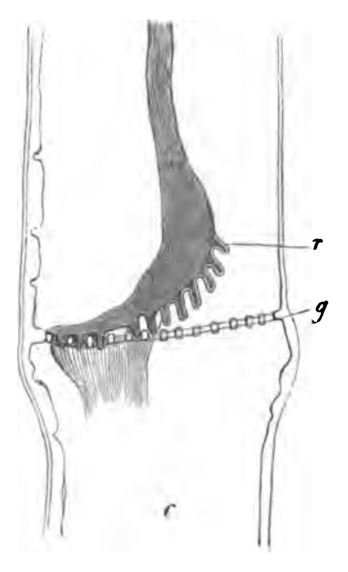


Fig. 120. Grosse Siebröhre von Lagenaria vulgaris im Längsschnitt, nach Einwirkung von Alkohol und Jodlösung; *g* Siebplatte, *r* contrahirter Inhaltsschlauch. V. 375. Nach de Bary.

Ueber die Function der Cambiformzellen ist noch wenig bekannt. Ob sie leichter diosmirende Eiweisssubstanzen auf grössere Strecken hin leiten, ist ungewiss, doch ziemlich wahrscheinlich. Ueberdies dürften sie bei der Zu- und Abfuhr der Eiweissstoffe zu den Siebröhren und von denselben eine Rolle spielen. Wenn sie in ihrer Ausbildung dem Leitparenchym sich nähern, sind sie wohl auch an der Leitung der Kohlehydrate betheiligt.

3. Die Siebröhren und Geleitzellen[11].

Die Siebröhren entstehen aus Längsreihen von gestreckten Zellen, welche noch späterhin als Röhrenglieder deutlich unterscheidbar sind. Die Länge der einzelnen Glieder schwankt innerhalb weiter Grenzen; die längsten (2 mm und darüber) wurden bei verschiedenen Schling- und Kletterpflanzen beobachtet. Auch die Weite der Siebröhren erreicht bei diesen Gewächsen ihr Maximum (0,02—0,08 mm). Die einzelnen Glieder der Siebröhren sind von einander in den primären Gefässbündeln gewöhnlich durch quergestellte, im secundären Leptom der Dicotylen und Gymnospermen dagegen durch sehr schief gestellte Wandungen getrennt. Die Siebplatten entstehen aus scharf umgrenzten Partien dieser Trennungswände. Ist die Querwand annähernd horizontal gestellt, so wandelt sie sich in ihrer ganzen Ausdehnung zur Siebplatte um (Fig. 119, 120); bei schiefer Stellung der Trennungswand treten aber mehrere Siebplatten übereinander auf; sie sind von quergestreckter Form und wechseln mit schmalen Wandungsstreifen ab, die den Sprossen einer Leiter zu vergleichen sind (Fig. 121). In verschiedener Vertheilung kommen Siebplatten auch an den Seitenwänden der Röhrenglieder vor, wo dieselben an benachbarte Siebröhren grenzen. — Die Siebplatte ist von runden oder polygonalen Poren dicht und gleichmässig besäet; dieselben sind wirkliche Löcher und der Ausdruck Siebplatte ist demnach vollkommen bezeichnend. Die Weite der einzelnen Siebporen ist im Minimum kaum grösser als der Querdurchmesser jener engen Porencanäle, welche bei verschiedenen Pflanzen die Schliesshäute der einfachen Tüpfel durchziehen. Im Maximum dagegen werden die Siebporen bis zu 5 Mikromill. weit (Cucurbita, Lagenaria) und auch in dieser Hinsicht zeichnen sich die Siebröhren der Schling- und Kletterpflanzen besonders aus.

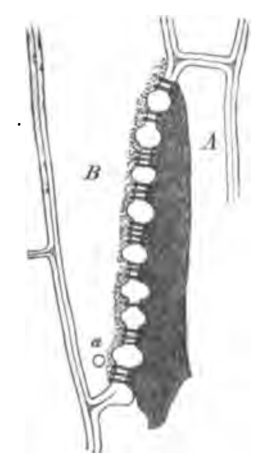


Fig. 121. Tangentialschnitt durch die leiterförmige Scheidewand zweier Siebröhrenglieder *A* und *B* von Vitis vinifera. In *a* der durch Alkohol geschrumpfte dichte Schleimpfropf, durch alle Siebporen nach *B* hinüber stumpfe Fortsätzchen sendend, *a* ein Stärkekörnchen. V. 600. Nach de Bary.

Die Siebplatten werden früher oder später von einer eigenthümlichen stark lichtbrechenden Substanz eingehüllt, welche man mit Hanstein als Callus zu bezeichnen pflegt. Die Callussubstanz (Callose) charakterisirt sich in chemischer Hinsicht durch ihre Unlöslichkeit in Kupferoxydammoniak, ihre Löslichkeit in Sodalösung und 1 %iger kalter Kalilauge. Durch Chlorzinkjod wird sie rothbraun, durch Anilinblau glänzend blau gefärbt. Der Callus liegt nicht nur in Form zweier Platten den beiderseitigen Flächen der Siebplatte an, sondern bildet auch eine Auskleidung der Porenwände (Fig. 122 *ca*); so können die Poren des Siebes verengert und unter Umständen auch ganz geschlossen werden. Durch die leichte Löslichkeit der Callusmasse ist aber die Möglichkeit gegeben, enge Poren wieder zu erweitern, oder geschlossene zu öffnen. Der Callus stellt also, wie schon von Wilhelm hervorgehoben wurde, bei manchen

Pflanzen eine Vorrichtung vor, welche eine je nach Bedarf verschiedene Weite der Poren ermöglicht. So wird z. B. vor Eintritt der Winterruhe zuweilen ein vollständiger Verschluss der Siebporen bewerkstelligt und damit jede Massenbewegung in den Röhren sistirt. Im Frühjahre wird dann der Callus wieder gelöst, die Siebplatte wieder geöffnet. Dies ist z. B. bei Vitis und anderen dicotylen Holzgewächsen, sowie in den Rhizomen verschiedener Monocotylen der Fall. Bei den meisten Pflanzen bewirkt allerdings der Callus einen definitiven Verschluss der Siebporen, indem er sich erst in alternden Siebröhren ausbildet, bevor dieselben ihre Thätigkeit einstellen.

Im jugendlichen Zustande sind die noch geschlossenen Siebröhrenglieder mit einem mehr oder minder kräftigen protoplasmatischen Wandbeleg und grossem Zellkern versehen. Der Zellsaftraum enthält wässerige, nicht gerinnbare Flüssigkeit. Dann treten im Plasmabelege glänzende, homogene Schleimtropfen auf, welche aus Eiweisssubstanz bestehen. Bei den Cucurbitaceen werden sie noch vor der vollständigen Ausbildung der Siebröhren gelöst, bei anderen Pflanzen bleiben sie erhalten. In den Siebröhren von Robinia pseudacacia und anderen Leguminosen ist der Eiweissschleim nach Strasburger's Beobachtungen in Form eines grossen ellipsoidischen Klumpens meist in der Mitte des Röhrengliedes an zwei dünnen Fäden suspendirt, welche beiderseits nach den Siebplatten verlaufen. Der protoplasmatische Wandbeleg bleibt in den ausgebildeten Siebröhren erhalten und kleidet zweifellos auch die Porenwände der Siebplatten aus, so dass die Plasmabelege benachbarter Röhrenglieder miteinander verbunden sind. Die Zellkerne werden schon während der Ausbildung der Röhrenglieder desorganisirt und gänzlich aufgelöst. Dagegen sind im Wandbeleg häufig Leukoplasten eingebettet, welche mit Jod sich weinroth färbende Stärkekörnchen enthalten. Der Saftraum der ausgebildeten Siebröhrenglieder ist von einer klaren, mehr oder minder concentrirten Eiweisslösung erfüllt, welche bei den Cucurbitaceen von einer schleimigen Beschaffenheit ist. Ueber ihre Vertheilung in den intacten Siebröhren kann man sich, wie A. Fischer gezeigt hat, nur dann eine richtige Vorstellung verschaffen, wenn man die unverletzten Pflanzentheile in heissem Wasser abbrüht. Dann sieht man, dass der geronnene Eiweissschleim das ganze Lumen der Röhrenglieder gleichmässig erfüllt und auch die Siebporen durchzieht. Wenn man aber, wie dies bis dahin geschehen war, Schnitte aus lebenden Stengeltheilen untersucht, so findet man, da vorher eine theil-

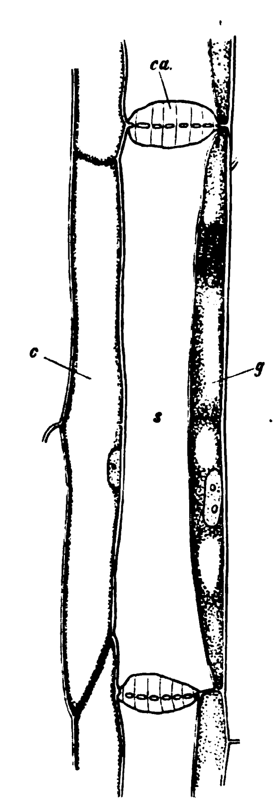


Fig. 122. Theil eines Längsschnittes durch das Leptom des Stengels von Ecballium Elaterium, *c* Cambiformzelle, *s* Siebröhre, *ca* der Siebplatte aufgelagerter Callus, *g* Geleitzellen.

weise Entleerung der Röhrenglieder stattgefunden hat, blos über jeder Siebplatte eine Schleimansammlung vor, sei es in Gestalt einer dünnen Platte oder eines ziemlich hohen Pfropfes (»Schlauchköpfe«). Bei den meisten Pflanzen ist aber der Eiweissgehalt des Siebröhrensaftes geringer, so dass beim Abbrühen keine auffallenden Gerinnungserscheinungen zu beobachten sind.

Die Siebröhren der Gymnospermen und der Gefässkryptogamen weichen in einigen Punkten von jenen der Angiospermen ab. Bei den Gymnospermen treten die Siebtüpfel an den schiefen Trennungswänden der Röhrenglieder und an den radialen Wandungen auf. Sie erscheinen als grobmaschige Gitter von rundlicher Gestalt. Die Maschen dieser Gitter sind noch nicht die Siebporen; letztere geben sich vielmehr in der Flächenansicht als zarte Punkte innerhalb dieser Maschen zu erkennen, welche somit die eigentlichen Siebplatten vorstellen. Das diese Maschen bildende Leistennetz ist jenen mechanisch wirkenden Verdickungsleisten an die Seite zu stellen, welche die Schliesshäute einfacher grosser Tüpfel vor dem Eingedrücktwerden schützen. Die Siebplatten sind bei den Coniferen nach Strasburger geschlossen und zwar durch knötchenförmig gequollene Theile der primären Wand, auf welche beiderseits die Poren der Siebplatte treffen. Erst in den sich definitiv entleerenden Siebröhren sollen die Knötchen zugleich mit dem Callus gelöst werden. — Bei den Gefässkryptogamen sind nach Janczewski die Siebplatten nicht durchbrochen; doch wird dieses abweichende Verhalten von Russow und neuerdings auch von Poirault in Abrede gestellt. Letzterer konnte wenigstens für Angiopteris und Ophioglossum das Vorhandensein von feinen Porencanälen in den Siebplatten mit Sicherheit feststellen. — Wenn wir von den in einem besonderen Kapitel zu besprechenden Thallophyten absehen, so treten uns schon bei den höchst entwickelten Laubmoosen, den Polytrichaceen, in dem rudimentären Leptom des Stengel-Leitbündels siebröhrenartige Zellreihen entgegen. Durch ihre verbreiterten Enden erinnern diese mit eiweissreichen Plasmakörpern versehenen Zellen an die Siebröhrenglieder der primären Angiospermen-Leitbündel. Die zarten Scheidewände sind zwar nicht als typische Siebplatten entwickelt, auch wird kein Callus gebildet, doch ist es nicht unwahrscheinlich, dass äusserst feine Siebporen in grosser Anzahl thatsächlich vorhanden sind, da bei der Plasmolyse der Plasmakörper sich von der Querwand nur sehr selten loslöst und offenbar sehr fest an dieser haftet.

Es ist begreiflich, dass über die physiologische Function so charakteristisch gebauter Organe wie der Siebröhren schon oftmals Ansichten und Muthmaassungen geäussert worden sind. Die verbreitetste Ansicht, welche zuerst von Nägeli ausgesprochen wurde, kennzeichnet die Siebröhren als Leitungsorgane für den Transport schwer diosmirender Baustoffe, speciell der Eiweisssubstanzen. Sachs erblickt in den Siebröhren zugleich die Organe der Eiweissbereitung, doch lassen sich zwingende Gründe hierfür nicht geltend machen. Die Ansicht von Frank und Blass [12]), dass die Siebröhren nicht zur Leitung, sondern blos zur Speicherung von Eiweisssubstanzen dienen, beruht auf unzulänglicher oder unrichtiger Deutung der bisher vorliegenden anatomischen Thatsachen und physiologischen Experimente. Dieselben sprechen vielmehr durchaus zu Gunsten der zuerst angeführten Auffassung, wonach die Siebröhren eiweissleitende Organe sind.

In anatomischer Hinsicht wäre zunächst zu erwähnen, dass sich Bau und Gestalt der Siebröhren, vor Allem die Perforation der Siebplatten, am ungezwungensten aus ihrer eben angegebenen Function erklären lassen. Wenn dagegen der Einwand erhoben wird, dass die Canälchen, welche die Siebplatten durchsetzen, bei vielen Pflanzen so enge sind, dass der in den Siebröhren herrschende Druck wohl nicht ausreiche, um »Plasma« durch die Canälchen zu pressen, so ist darauf zu erwidern, dass eben nicht »Plasma« durchgepresst wird, sondern eine meist dünnflüssige Eiweisslösung. Wo es sich, wie bei den Cucurbitaceen, um einen Eiweissschleim handelt, da sind die Löcher der Siebplatten auch viel weiter. — In sehr ausgesprochenem Maasse spricht auch der Verlauf der Siebröhren für ihre eiweissleitende Function. Gleich den Organen der Wasserleitung durchziehen die Siebröhren in ununterbrochenem Verlaufe sämmtliche Pflanzenorgane, die auf Eiweisszufuhr Anspruch erheben, oder zwischen den Hauptstätten der Eiweissbildung, wahrscheinlich den Laubblättern, und den Verbrauchsorten gelegen sind. Es stellt sich dabei heraus, dass die Querschnittsgrösse der Leptomstränge, welche annähernd auf die Zahl der Siebröhren schliessen lässt, ungefähr gleichen Schritt hält mit den Ansprüchen, die an das Leitungsvermögen des betreffenden Organs für Eiweissstoffe gestellt werden. Man vergleiche beispielsweise in dieser Hinsicht den Querschnitt einer Ranke und eines blatttragenden Zweiges der Weinrebe; das Leptom des letzteren ist auch relativ ungleich mächtiger ausgebildet (Fig. 117). Wenn man andererseits das Leptom eines vegetativen Stengels oder Zweiges mit dem gleichnamigen Gewebe einer Inflorescenzachse oder eines Blüthenstieles derselben Pflanze vergleicht, so macht sich die gesteigerte Eiweisszufuhr zum Zwecke der Pollen- und Samenbildung sehr häufig durch eine entsprechende Verbreiterung der Leitungsbahnen, d. i. der Leptombündel geltend. Es sei hier in dieser Hinsicht nur ein Beispiel angeführt. Setzt man die Querschnittsgrösse des Leptoms eines einjährigen vegetativen Haselnusszweiges (Corylus Avellana) = 100, so war in einem gegebenen Falle die Querschnittsgrösse dieses Gewebes in der zwei männliche Blüthenkätzchen tragenden Achse = 146. Bemerkenswerth ist beispielsweise auch, dass in den Wänden der für Insektenfang und -verdauung eingerichteten Nepenthes-Kannen die Siebröhren auffallend zahlreich und weitlumig sind. — Gesteigerte Leitungsansprüche machen sich eben nicht blos in der quantitativen, sondern unter bestimmten Voraussetzungen auch in der qualitativen Ausbildung der Siebröhren bemerklich. Bei den Schling- und Kletterpflanzen z. B. wiederholen sich die für die Ausbildung des Wasserleitungssystems maassgebenden Momente; schon oben wurde auf die besondere Weite der Siebröhrenglieder und der Siebporen aufmerksam gemacht. Es ist kein Zufall, dass man zur Demonstration und zum Studium der Siebröhrenstructur hauptsächlich Schling- und Kletterpflanzen auswählte, nämlich Cucurbita Pepo, Lagenaria vulgaris, Vitis vinifera und Calamus Rotang. Nach Westermaier und Ambronn zeichnen sich auch Humulus lupulus, Passifloreen, Serjania-Arten, Clematis vitalba, Dioscorea batatas, Tamus communis, Lonicera caprifolium u. a. durch schön entwickelte Siebröhren aus.

Eine wichtige Bestätigung der auf anatomischer Grundlage beruhenden Schlussfolgerungen betreffs der Function des Leptoms bilden die Resultate der zuerst von Hanstein wissenschaftlich verwertheten Ringelungsversuche[12]).

Wie wir später hören werden, besitzt die Mehrzahl der Dicotylen in ihren Stengeln und Zweigen blos rindenständige Leptombündel. Wird nun beispielsweise an einem vom Baume abgetrennten Weidenzweige nahe der unteren Schnittfläche ein ringförmiger Rindenabschnitt bis auf den Holzkörper entfernt und dann der Zweig in Wasser gestellt, so wachsen aus dem kurzen Rindenstücke, das sich unterhalb der abgeringelten Stelle befindet, nur wenige, kurz bleibende Wurzeln hervor. Dagegen entspriessen dem unteren Ende des grösseren Zweigstückes, welches callös anschwillt, um so zahlreichere und längere Wurzeln. Da nun durch die Ringelung blos das Leptom vollständig unterbrochen wurde, das Leitparenchym des Holzes aber intact blieb, so folgt aus dem Ergebnisse dieses Versuches, dass die zur Wurzelbildung nothwendigen Eiweissstoffe blos im Leptom, d. i. in den Siebröhren und zum Theile wohl auch Cambiformzellen translocirt wurden. In Uebereinstimmung damit fand Hanstein, dass bei jenen Dicotylen, welche, kurz ausgedrückt, auch markständige Leptombündel besitzen (Piperaceen, Nyctagineen, Solaneen, Cucurbitaceen), durch das Ringeln des Zweiges die Zufuhr der Eiweissstoffe zu dem kürzeren Zweigstücke nicht wesentlich beeinträchtigt wird. Es hat eben blos eine theilweise Unterbrechung der Leitungsbahnen stattgefunden.

Gehen wir nun zu den bei der Eiweissleitung in den Siebröhren thätigen Betriebskräften über, so ist als feststehend anzusehen, dass sich der Siebröhrensaft in der unverletzten Pflanze unter einem bestimmten Drucke befindet, welcher eine Verschiebung des Röhreninhaltes nach Orten geringeren Widerstandes zu bewirken vermag. Wenn man einen Blattstiel oder Stengel von Cucurbita durchschneidet, so quillt daher reichlich Eiweissschleim aus den geöffneten Siebröhren. Von A. Fischer wurde gezeigt, dass bei Durchschneidung des Blattstieles die partielle Entleerung des Röhreninhaltes wenigstens 1—2 Internodien weit zurückgreift. Daraus geht zugleich hervor, dass der in den Siebröhren herrschende Druck gross genug ist, um den Filtrationswiderstand einer ganzen Anzahl von Siebplatten zu überwinden. Man darf daher auch annehmen, dass, wenn in dem intacten Siebröhrensystem, durch partielle Entleerung der Röhren an gewissen Punkten, Druckdifferenzen entstehen, dieselben durch eine dahin gerichtete Strömung des Siebröhrensaftes mehr oder minder rasch ausgeglichen werden.

Ob der in den Siebröhren herrschende hydrostatische Druck auf der osmotischen Leistungsfähigkeit des Siebröhrensaftes beruht oder durch Pressung seitens der angrenzenden stark turgescirenden Zellen (Cambiform- und Geleitzellen) zu Stande kommt, ist ungewiss. Wahrscheinlich sind beide Möglichkeiten realisirt. Wenn die Siebröhren selbst einen Turgordruck erzeugen, so ist dies nur möglich, weil sie einen lebenden Plasmabeleg (resp. eine Plasmahaut) besitzen; vielleicht liegt darin die hauptsächliche Bedeutung desselben. Strasburger meint, dass der plasmatische Wandbeleg die zu leitenden Stoffe des Röhrenlumens festhalten und deren Diffusion in die Umgebung verhindern dürfte.

Ein Transport der in den Siebröhrengliedern enthaltenen Stärke ist nicht nachgewiesen und findet sicherlich nur ausnahmsweise statt. Wenn Briosi in den Poren der Siebplatten Stärkekörnchen stecken sah, so ist daraus nicht zu folgern, dass die Siebröhren auch die Translocirung von Stärkekörnern zu vollziehen haben, sondern es ist daraus blos der Schluss zu ziehen, dass die be-

treffende Siebplatte nicht genug enge Porencanäle besass, um die Stärkekörner vollständig aufzuhalten. Nach Strasburger steht das Auftreten von Stärke in den Siebröhren anscheinend zur Callusbildung in Beziehung, da man sie in dem Maasse abnehmen sieht, als die Calli wachsen.

Wie bereits von de Bary angegeben und von Wilhelm u. A. genauer studirt wurde, erfährt bei den Angiospermen die zur Herstellung eines Siebröhrengliedes bestimmte Mutterzelle in der Regel zunächst mehrere Längstheilungen. Die grösste der so entstandenen Tochterzellen wird zum Siebröhrengliede, die übrigen englumigen Tochterzellen dagegen kann man mit Wilhelm als Geleitzellen der Siebröhren bezeichnen. (In den Gefässbündelenden herrscht in Bezug auf die Weite der Siebröhren und Geleitzellen das umgekehrte Verhältniss.) Vom Cambiform unterscheiden sich die Geleitzellen (Fig. 122 *g*) durch ihr engeres Lumen, durch ihren reichen Plasmainhalt mit grossem Zellkerne, und namentlich dadurch, dass »die zwischen ihnen und der Siebröhre befindliche Wand stets mit zahlreichen, quergedehnten, correspondirenden Tüpfeln versehen ist, während die Wände zwischen Siebröhren und Cambiformzellen der Tüpfelung meist vollständig entbehren«. Ueberdies werden die Schliesshäute dieser Tüpfel, wie A. Fischer gezeigt hat, von Plasmaverbindungen durchzogen, welche den Wänden zwischen Siebröhren und Cambiform zu fehlen scheinen. — In den primären Leptomtheilen verschiedener Dicotylen, ferner auch bei den Monocotylen bilden die Geleitzellen zusammenhängende Zellenzüge. Bei den Dicotylen ist dies, speciell im secundären Leptom, gewöhnlich nicht der Fall.

Bei den Gymnospermen und Pteridophyten werden keine Geleitzellen gebildet. An ihre Stelle treten plasmareiche Zellenzüge, welche im secundären Leptom der Gymnospermen, gleich den Geleitzellen der Dicotylen, nur auf kurze Strecken miteinander zusammenhängen.

Die physiologische Function der Geleitzellen (und der sie vertretenden Zellenzüge) ist noch unbekannt. Da sie nicht immer auf weite Strecken hin miteinander verbunden sind, so scheinen sie in Bezug auf Eiweissleitung nach Strasburger blos dem Localverkehr zu dienen, — falls sie überhaupt an der Eiweissleitung direct betheiligt sind. Ihre histologischen Beziehungen zu den Siebröhren schliessen aber nicht aus, dass sie die letzteren in ihrer Function auf irgend eine andere noch unaufgeklärte Weise unterstützen. So wäre es z. B. nicht unmöglich, dass sie bei der Fortbewegung des Siebröhrensaftes eine active Rolle spielen. A. Fischer nimmt an, dass sie die Stätten der Eiweissbereitung seien, doch hat diese Auffassung nur eine geringe Wahrscheinlichkeit für sich.

3. Die Milchröhren[13]).

Zur Leitung der plastischen Baustoffe genügen der grossen Mehrzahl der Pflanzenarten das Leitparenchym, die Siebröhren und die Cambiformzellen. Bei verschiedenen Familien der Angiospermen kommt nun noch eine dritte Kategorie von Leitungsorganen hinzu, die man wegen des milchigen Inhaltes, den sie führen, als Milchsaftbehälter oder Milchröhren bezeichnet hat. Dieselben

durchziehen als langgestreckte, meistens reich verzweigte Röhren die Wurzel-, Stamm- und Blattorgane und gestatten derart einen ausgiebigen Stofftransport.

Die Wandungen der Milchröhren sind stets von weicher Beschaffenheit. Ihre Dicke ist meist sehr gering. Dickere Röhrenwände, bis zu 0,01—0,016 mm, besitzen die Euphorbia-Arten, bei welchen dieselben nach Schwendener zugleich auch in ziemlich hohem Maasse dehnsam und elastisch sind. Tüpfel kommen auch an verdickten Röhrenwänden nicht eben häufig vor. Bei Euphorbia Lathyris habe ich in den Wänden der Milchröhren und der daran grenzenden Palissadenzellen zuweilen sehr enge Tüpfelcanäle beobachtet, während jene Partien der Röhrenwände, welche an das Schwammparenchym grenzen, mit grösseren Tüpfeln versehen sind, deren Schliesshäute augenscheinlich von Plasmafäden durchsetzt werden. Von Kienitz-Gerloff wurden auch bei Euph. Cyparissias und bei Nerium Plasmaverbindungen zwischen Milchröhren und benachbarten Parenchymzellen nachgewiesen.

Nach den Untersuchungen von Treub und von Emil Schmidt besitzen die Milchröhren auch im ausgebildeten Zustande einen plasmatischen Wandbeleg mit oft sehr zahlreichen Zellkernen. Verschiedene Umstände, so u. A. das nachträgliche Austreiben von Seitenästen und die callöse Verschliessung angeschnittener Milchröhren (Wurzel von Scorzonera, Stengel von Euphorbia splendens) sprechen zu Gunsten der Annahme, dass der Plasmakörper der Milchröhren auch späterhin noch lebend ist.

Der charakteristische Inhalt der Milchröhren ist der Milchsaft, eine meistens weisse, seltener schwefelgelbe (Argemone) oder selbst orangefarbige Flüssigkeit (Chelidonium), welche in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht nach Schmidt und Kallen dem Zellsaft entspricht, nach Berthold aber einen eigenthümlich metamorphosirten leichtflüssigen Plasmakörper repräsentirt. Jeder Milchsaft stellt eine Emulsion vor; zahlreiche kleine Körnchen und Tröpfchen sind in einer wässerigen Flüssigkeit suspendirt, welch letztere zugleich verschiedene Substanzen gelöst enthält. Die suspendirten Theilchen sind von sehr verschiedenartiger Beschaffenheit: Gummi-, Harz- und Kautschukkörnchen, die beim Ausfliessen des Milchsaftes aus der Pflanze leicht zusammenkleben, Fett- und Gerbstofftröpfchen und bei den Euphorbiaceen kleine Stärkekörner. Diese letzteren sind von eigenthümlicher Gestalt; bei unseren einheimischen Euphorbien meistens spindelförmig, bei den tropischen Arten abgeplattet und an beiden Enden stark verbreitert, »hantel- oder schenkelknochenförmig«. — In der wässerigen Flüssigkeit des Milchsaftes sind verschiedene Salze aufgelöst (bei manchen Euphorbien namentlich apfelsaurer Kalk), ferner Eiweissstoffe, Zucker, Gummiarten, Gerbstoffe und Alkaloide (z. B. das Morphin im Opium). Auch eiweisslösende Enzyme sind in Milchsäften gefunden worden; so bei Carica Papaya und bei Ficus Carica. Trotzdem im Ganzen unsere Kenntnisse über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Milchsäfte noch mangelhaft sind, so lässt sich aus den mitgetheilten Angaben doch entnehmen, dass der Milchsaft einestheils wegen seines Gehaltes an plastischen Substanzen als Bildungssaft zu betrachten ist und dass er anderentheils auch Endproducte des Stoffwechsels, wirkliche Excrete führt.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht haben wir zwei verschiedene Arten von Milchsaftbehältern zu unterscheiden, gegliederte und ungegliederte Milchröhren.

Die gegliederten Milchröhren (Milchsaftgefässe) sind den Cichoriaceen, Campanulaceen, Papaveraceen, Lobeliaceen, Papayaceen, manchen Aroideen und Musaceen sowie den Euphorbiaceengattungen Manihot u. Hevea eigenthümlich. Sie entstehen aus Meristemzellreihen, deren Trennungswände frühzeitig resorbirt werden. In wenigen Fällen, wie bei Musa und Chelidonium, erfolgt blos eine Perforation der Querwände, die dann mit einem oder mehreren grossen Löchern versehen sind. Solche Perforationen treten allgemein auch an den Längswänden auf, wo eine seitliche Berührung zweier Milchröhren statt hat. In allen typischen Fällen stellt sich eine reiche Verzweigung der Röhren ein und überdies werden die einzelnen Aeste und Zweige durch zahlreiche Anastomosen zu einem Netze verbunden (Fig. 123 *B*). Die Zweige sowohl wie die Anastomosen kommen auf doppelte Art zu Stande; durch Verschmelzung von Meristemzellreihen und durch Auswachsen von seitlichen Fortsätzen, die sich zwischen die benachbarten Gewebselemente einschieben.

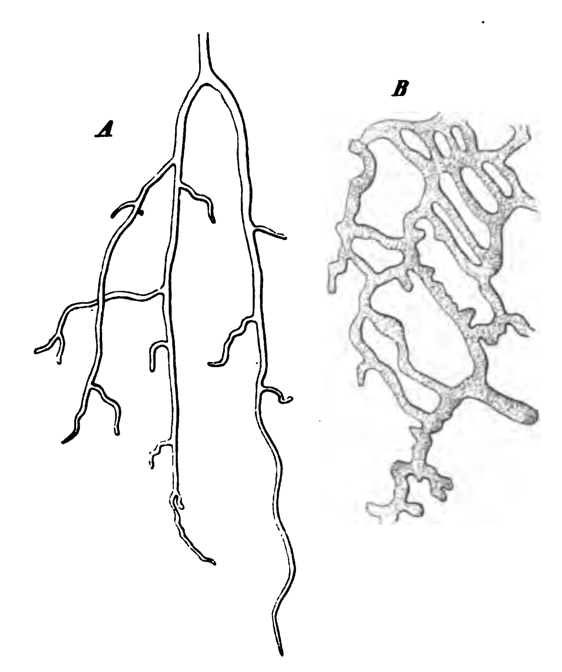


Fig. 123. *A* Endverzweigungen einer freipräparirten Milchröhre aus einem jungen Laubblatte von Euphorbia Myrsinites. *B* freipräparirtes Netz von Milchsaftgefässen aus der Rinde der Wurzel von Scorzonera hispanica; V. 120.; *B* nach Unger.

Die ungegliederten Milchröhren (Milchzellen) sind für die meisten Euphorbiaceen, Urticaceen (incl. Artocarpeen und Moreen), Apocyneen und Asclepiadeen charakteristisch. Jede Röhre entsteht aus einer einzigen Meristemzelle, welche sich reich verzweigend zu einem langgestreckten Schlauche auswächst. Anastomosen werden nicht gebildet oder sind zum mindesten sehr selten (Fig. 123 *A*). Bei den Euphorbiaceen sind nach den Untersuchungen Schmalhausen's, welche von Chauveaud bestätigt und mit wesentlich gleichem Ergebniss auch auf die Urticaceen, Asclepiadeen und Apocyneen ausgedehnt wurden, die Initialzellen der Milchsaftröhren bereits im jungen Embryo sehr deutlich zu erkennen. Sie differenziren sich an der Innengrenze der primären Rinde des Cotyledonarknotens (im »Pericykel«) und werden bald durch selbständiges Spitzenwachsthum zu langen, reichverzweigten Schläuchen. Dieselben zwängen sich, gleich Hyphen eines Schmarotzerpilzes, zwischen die benachbarten Gewebselemente ein und dringen bis in die Vegetationsspitzen der Stengel und der Wurzeln vor. Da sich in den heranwachsenden Organen nie wieder neue Milchzellen bilden, so ist das ganze Röhrensystem der ausgewachsenen Pflanze auf jene wenigen Initialzellen zurückzuführen, welche sich schon

im Embryo differenzirt hatten. Werden später Ergänzungen dieses Röhrensystems nothwendig, wie z. B. bei der Entstehung von Adventivknospen, so wachsen an den betreffenden Stellen die Milchröhren zu neuen Zweigen aus; diese Entstehungsweise gilt nach den Untersuchungen von Chauveaud auch für jene Milchröhren, welche in den Producten des secundären Dickenwachsthums auftreten; das Auftreten neuer Initialzellen ist nach den ersten Stadien der embryonalen Entwickelung niemals zu constatiren.

Indem wir nun zur physiologischen Bedeutung der Milchsaftröhren übergehen, wollen wir zunächst wieder die anatomischen Thatsachen sprechen lassen.

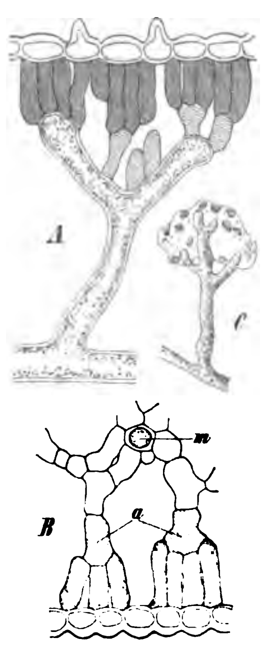


Fig. 124. Zusammenhang der Milchröhren mit dem Assimilationssystem; *A* aus dem Blatte von Euphorbia Myrsinites (seltenerer Fall); V. 170; *B* aus dem Blatte von Euph. biglandulosa, *a* Aufnahmszellen, *m* Milchröhre; V. 210; *C* aus dem Blatte von Hypochaeris radicata. V. 170. Vgl. den Text.

Wenn man den Verlauf der Milchröhren in den Stengeln, Wurzeln, Blattstielen und Blattrippen verfolgt, so sieht man, dass sie zum Leitparenchym sowohl wie zu den Strängen des Leptoms in nahe anatomische Beziehung treten. Indem sie diese Stoffleitungsgewebe theils begleiten, theils der Länge nach durchziehen, führen sie bereits auf die Vermuthung, dass sie an den physiologischen Functionen der erwähnten Gewebearten betheiligt sind. Die chemische Beschaffenheit des Milchsaftes unterstützt diese Annahme sehr wesentlich, dieselbe gewinnt aber eine noch höhere Wahrscheinlichkeit (soweit es sich um den Transport der Kohlehydrate handelt), wenn wir die anatomischen Beziehungen der Milchröhren zum Assimilationssystem in's Auge fassen. Meine diesbezüglich angestellten Untersuchungen, welche von Pirotta und Marcatili bestätigt und vielfach erweitert wurden, haben nachstehende Ergebnisse geliefert. Die Milchröhren verzweigen sich im Laubblatte besonders reichlich unmittelbar unter dem specifischen Assimilationsgewebe, der Palissadenschicht. Die von den Leitbündeln abzweigenden isolirten Röhrenäste wenden sich noch überdies sehr häufig aufwärts (Fig. 124), um sich zwischen die Palissadenzellen einzuschieben und die Assimilationsproducte gleich aus erster Quelle in Empfang zu nehmen. Mit ihren Enden, die bisweilen verzweigt sind, legen sie sich oft an büschelförmig zusammenneigende Palissadenzellen an (Euphorbia-Arten, Ficus nitida, Hypochaeris radicata), und wenn ein solch directer Anschluss nicht gut möglich ist, so vermitteln trichterförmige Sammelzellen die Zufuhr der Assimilationsproducte jener Palissadengruppen zu den ableitenden Milchröhren (Fig. 124 *B*). Auf diese Weise wiederholen sich hier dieselben charakteristischen Anschluss- und Ableitungseinrichtungen, welche in den Lauborganen jener Pflanzen, die der Milchröhren entbehren, für die anatomischen Beziehungen des Assimilations-

systems zu den ableitenden Parenchymscheiden der Gefässbündel so bezeichnend sind.

Es giebt noch eine andere Reihe von anatomischen Thatsachen, welche erkennen lassen, dass die Milchröhren als Leitungsorgane für plastische Bildungsstoffe fungiren. Diese Thatsachen gehören in das Gebiet der Gewebecorrelation. Man findet nämlich, dass die Ausbildung des Milchröhrennetzes der Blätter zur Ausbildung des Leitparenchyms im umgekehrten Verhältnisse steht. Je reichlicher sich die Milchröhren im Mesophyll verzweigen, desto ausgiebiger entlasten sie das Leitparenchym des Blattes (vor Allem die Gefässbündelscheiden) von der Function der Stoffleitung und desto mangelhafter und spärlicher ist dasselbe in Folge dessen ausgebildet. Am auffallendsten fand ich diese Rückbildung bei Euphorbia Myrsinites und biglandulosa ausgeprägt. Die parenchymatischen Scheiden der kleinen Gefässbündel weisen zahlreiche Lücken auf und die vorhandenen Scheidenzellen sind nicht, wie gewöhnlich, langgestreckt, sondern häufig ebenso lang als breit und von unregelmässigem Umriss. Dem Hauptnerv des Blattes fehlt das sonst so mächtige Leitparenchym fast gänzlich. Statt dessen begleiten 6—8 weitlumige Milchröhren das Gefässbündel, welche sich zum Theile unmittelbar an das Leptom anlegen. — Schliesslich wäre hier noch zu erwähnen, dass sich bisweilen auch in der Ausbildung des Leptoms die functionelle Entlastung desselben seitens der Milchröhren geltend macht. Wie nämlich de Bary angiebt (Vergl. Anat. p. 180), besitzen manche Milchsaft führende Pflanzen blos äusserst enge und unscheinbare Siebröhren (z. B. die Asclepiadeen).

Die physiologischen Untersuchungen, welche bisher angestellt wurden, um die Function der Milchröhren und die Bedeutung des Milchsaftes klarzulegen, bestanden in der Hauptsache darin, dass die Beschaffenheit des Milchsaftes in den verschiedenen Lebensperioden der Pflanze, sowie nach dem Einflusse anormaler Vegetationsbedingungen, auf mikrochemischem Wege erforscht wurde.

Die Schwankungen in der Zusammensetzung des Milchsaftes, soweit sich dieselben in den verschiedenen Altersstadien einer und derselben Pflanze geltend machen, hat Schullerus für Euphorbia Lathyris einem sorgfältigen Studium unterzogen. Im Embryo, der in lebhafter Entwickelung sich befindet, ist der Milchsaft reich an Fett, Gerbstoff, Stärke und Eiweissstoffen. Wenn dann der Keim in's Stadium der Ruhe übertritt, zur Zeit der Samenreife, wird der Milchsaft durchsichtig, arm an plastischen Substanzen; die Stärkekörnchen fehlen vollständig und Fett wie Gerbsäure sind nur in geringen Mengen nachzuweisen. Bei der Keimung des Samens wird der Milchsaft wieder dickflüssiger, substanzreicher; die stäbchenförmigen Stärkekörner sind jetzt in grosser Menge vorhanden, ebenso die anderen plastischen Substanzen. Diese Beschaffenheit behält der Milchsaft bei, so lange die Pflanze wächst und vegetirt. Tritt dieselbe in das Stadium der Winterruhe, so wird der Milchsaft wieder »zurückgebildet«: in den Stengelorganen charakterisirt ihn neuerdings die Armuth an plastischen Substanzen und nebenher das Auftreten von apfelsaurem Kalk; in den Wurzeln wird der Milchsaft zwar reich an Eiweissstoffen, doch fehlen ihm die stickstofflosen Bildungsstoffe, Fett und Stärke. — Ueberblickt man alle diese Schwankungen in der Zusammensetzung des Milchsaftes, so tritt ganz unverkennbar die Thatsache hervor, dass der Reichthum des Milchsaftes an plastischen

Substanzen mit der Intensität der Stoffleitungsvorgänge in der Pflanze zu- und abnimmt. Daraus ergiebt sich ungezwungen die Folgerung, dass der Milchsaft in erster Linie ein Bildungssaft ist und dass die Milchröhren als Leitungsorgane desselben fungiren.

Zu der gleichen Schlussfolgerung gelangt man, wenn man die Beschaffenheit des Milchsaftes von Pflanzen untersucht, die sich unter anormalen Vegetationsbedingungen entwickeln. Derartige Versuche sind zuerst von Sachs und Faivre vorgenommen worden. Liess der letztere Keimpflanzen von Tragopogon porrifolius im Dunkeln wachsen, so wurde ihr Milchsaft bald substanzarm, wässerig. Das Gleiche zeigte sich, wenn die Keimpflanzen zwar im Lichte, aber in kohlensäurefreier Atmosphäre vegetirten. Sobald dagegen die äusseren Bedingungen der Kohlenstoffassimilation wieder günstig waren, nahm auch der Milchsaft in Bälde wieder seine normale Beschaffenheit an. Faivre folgert daraus, dass die Neubildung von Milchsaft in den Assimilationsorganen stattfinde, und dass aus diesen eine Wanderung desselben nach den Orten des Verbrauches hin anzunehmen sei. Man sieht demnach, dass die Ergebnisse des physiologischen Experimentes mit den oben mitgetheilten Resultaten der anatomischen Untersuchung, soweit dieselben den Zusammenhang der Milchröhren mit dem Assimilationssystem betreffen, im vollen Einklange stehen. An dieser Stelle sind auch die Versuche Treub's über das Verhalten der Stärkekörner des Milchsaftes verschiedener Euphorbien in local verdunkelten Blatt- und Stengeltheilen zu erwähnen. Die Verdunkelung wurde durch Auflegen von Stanniol erzielt. Nach 2—3 Wochen waren die Stärkekörner grösstentheils verschwunden.

Dass in dem geschlossenen System der Milchröhren gegebenenfalls eine wirkliche Strömung des Milchsaftes, eine Massenbewegung desselben eintritt, lässt sich aus verschiedenen Thatsachen folgern. Das Wässerigwerden des Milchsaftes hungernder Pflanzen setzt, ganz abgesehen von der Frage, ob vielleicht ein Theil der Harzkörnchen, Fetttröpfchen etc. resorbirt worden sei, auf jeden Fall eine grössere Vertheilung der Körnchen in der Flüssigkeit voraus; eine solche Vertheilung auf grössere Entfernungen ist aber, wie Schwendener betont hat, ohne Massenbewegung des Saftes nicht möglich. Bei den Euphorbien liefern auch die im Milchsafte suspendirten Stärkekörner Anhaltspunkte für die Beurtheilung dieser Frage. So fand z. B. Schwendener im Milchsaft eines Blattes von Euphorbia splendens blos kleinere Stärkekörner von stäbchenförmiger Gestalt ohne Verdickungen an den Enden. Einige Centimeter weiter unten im Stamm zeigten die Stärkekörner alle Uebergänge von der grösseren Stäbchenform zur charakteristischen Knochenform, welche im Blatte nirgends beobachtet wird. Daraus ist zu schliessen, dass die stäbchenförmigen Stärkekörner aus dem Blatt in den Stamm einwandern und hier allmählich Knochenform annehmen. Eine solche Einwanderung ist jedoch ohne Massenbewegung des Milchsaftes nicht denkbar. Ferner kommen in den Milchröhren der Euphorbien zuweilen locale Verstopfungen vor, welchen auf einer Seite zahlreiche dichtgedrängte Stärkekörner angelagert sind. Offenbar hat der verstopfende Körper für den strömenden Milchsaft wie ein Filter gewirkt, indem er die Stärkekörner zurückhielt, die Flüssigkeit aber durchliess. Uebrigens hat Schwendener an durchsichtigen Keimpflänzchen von Chelidonium majus, deren Blättchen oder Hauptwurzeln lebhaft transpirirten, die ruckweise Strömung des Milchsaftes direct beobachten können.



Damit sind wir nun bei der Betriebskraft angelangt, welche die Bewegung des Milchsaftes bewirkt. Dass derselbe in dem intacten Röhrensystem unter einem nicht unbedeutenden Druck steht, geht schon daraus hervor, dass er aus angeschnittenen Milchröhren in oft beträchtlicher Menge ausfliesst. Dieser Druck geht bei dünnwandigen Milchröhren höchst wahrscheinlich vom angrenzenden turgescirenden Parenchym aus. Für die dickwandigen Milchröhren verschiedener Euphorbien dagegen konnte Schwendener einen in ihnen selbst herrschenden Turgordruck nachweisen, durch welchen die Röhrenwände elastisch gespannt werden. Bei Aufhebung dieses Druckes tritt eine Verengung der Milchröhren um 4—5 % auf. Diese elastische Spannung der Wand stellt offenbar eine Kraftquelle vor, welche sofort eine Strömung des Milchsaftes hervorruft, sobald irgendwo im System eine Druckverminderung eintritt; natürlich wird diese Bewegung stets nach den Orten geringeren Druckes gerichtet sein.

Die Thatsache, dass der Milchsaft in erster Linie ein plastische Baustoffe enthaltender Nahrungssaft ist, steht mit der weiteren Thatsache nicht im Widerspruch, dass der Milchsaft unzweifelhaft auch nutzlose Endproducte des Stoffwechsels enthält, gleichwie das venöse Blut des Thierleibes. Ob die das milchweisse Aussehen des normalen Röhreninhaltes bedingenden Harz- und Kautschukkörnchen zu den plastischen Baustoffen oder den Excreten zu rechnen seien, ist nicht leicht zu beantworten. Das Wässerigwerden des Milchsaftes hungernder Pflanzen spricht allerdings für eine theilweise Resorption dieser Körnchen, doch wurde von Schwendener darauf aufmerksam gemacht, dass die Milchröhren solcher Pflanzen hin und wieder pfropfenartige Massen enthalten, welche offenbar durch Gerinnung entstanden sind, und zahlreiche Körnchen einschliessen. Andererseits ist es nicht wahrscheinlich, dass das Wässerigwerden des Milchsaftes blos auf diesem Umstand beruhe. Wenn man sich ferner vergegenwärtigt, welch grosse Substanzmengen die Harz- und Kautschukkörnchen der Milchsäfte vieler tropischer Bäume vorstellen, so erscheint es als eine wenig plausible Annahme, dass dieselben blos nutzlose Endproducte des Stoffwechsels repräsentiren sollen. Auf eine eventuelle mechanische Bedeutung der in Rede stehenden Körnchen hat Schwendener hingewiesen, insofern sie möglicherweise den Zweck haben, »das Emporsteigen der specifisch leichteren Fetttröpfchen in der wässerigen Lösung und ebenso das Sinken der specifisch schwereren Stärkekörner zu verhüten und dadurch die gegebene Vertheilung der plastischen Baustoffe, sofern dieselbe nicht durch Massenbewegungen verändert wird, zu erhalten«.

Zum Schlusse sind noch zwei Nebenfunctionen des Milchsaftes zu erwähnen, welche in biologischer Hinsicht von Bedeutung sind. Die eine dieser Nebenfunctionen beruht auf der leichten Gerinnbarkeit des Milchsaftes bei Berührung mit atmosphärischer Luft. In Folge dieser Eigenschaft bildet er ein vorzügliches Verschlussmittel nach mechanischen Verletzungen der Pflanze. Die andere Nebenfunction besteht in dem Schutze, welchen der oft giftige Milchsaft der Pflanze gegen die Angriffe der Thierwelt gewährt. In manchen Fällen spricht sich die Schutzfunction sogar im Verlaufe und in der Anordnung der letzten Milchröhrenzweige aus. Bei den Wolfsmilcharten kommt es z. B. häufig vor, dass die das Blattparenchym durchziehenden Röhrenäste bis zur beiderseitigen Epidermis vordringen und sich unter derselben nach allen Seiten hin

ausbreiten. Wenn man von Blättern von Euph. Lathyris oder Myrsinites die Oberhaut abzieht, so bleiben an ihr die angrenzenden Milchröhrenäste grösstentheils haften und lassen so ihre dichte Ausbreitung unter der Epidermis gut erkennen. Die geringste Verletzung des Blattes hat auf diese Weise ein reichliches Austreten von schützendem Milchsaft zur Folge. Bei einigen succulenten Euphorbien (Euph. officinarum und canariensis) zwängen sich einzelne Röhrenenden sogar zwischen die Seitenwände der Epidermis ein und dringen bis zur Cuticula vor. An den Involucralblättern von Lactuca-Arten und anderen Cichoriaceen endlich treten nach den Beobachtungen von Stahl, Piccioli und Kny die letzten Auszweigungen der Milchröhren in Gestalt von haarartigen Fortsätzen zwischen den Epidermiszellen nach aussen vor. Sie sind etwa 3—5 mal so lang als breit, am oberen Ende abgerundet, und besitzen nach Kny stark cutinisirte Wandungen. Ihre Anzahl schwankt zwischen 60—100 auf je einem Schuppenblatte. Schon bei leiser Berührung brechen die »Milchsafthaare« ab und lassen nun Tröpfchen von Milchsaft austreten.

Unter den verschiedenen schlauchartigen Bildungen, welche mit den echten Milchröhren phylogenetisch und physiologisch mehr oder minder verwandt sind, verdienen die sehr auffälligen Schlauchreihen in den Zwiebelschuppen der Allium-Arten besondere Erwähnung. Sie durchziehen der Länge nach die Schuppe und zwar ihrer Aussenfläche genähert; am Grunde der Schuppe treten auch Anastomosen auf. Die ziemlich gestreckten Glieder des Schlauches sind durch reich getüpfelte Querwände von einander getrennt, welche in der Flächenansicht einer Siebplatte gleichen. Doch sind die Tüpfel niemals perforirt. Der trübe Inhalt der Schläuche ist milchsaftähnlich und scheint beim Austreiben der Zwiebel an plastischen Substanzen reich zu sein. Ferner sind hier die von Czapek genauer studirten »Milchsaftzellen« der Convolvulaceen zu nennen, die Längsreihen bildend in Stengel, Blatt und Wurzel die Leitbündel begleiten. Die Querwände werden (mit Ausnahme von Dichondra) nicht resorbirt. Ihr Inhalt besteht aus einem Plasmaschlauch und Milchsaft von unbekannter Zusammensetzung. Nach beendetem Längswachsthum des betreffenden Internodiums werden die Schlauchreihen entleert und zusammengepresst.

III. Der Bau der Leitbündel.

Nachdem wir bisher die verschiedenen Elementarorgane der Stoffleitung kennen gelernt, wollen wir jetzt einen Ueberblick über die verschiedenen Arten ihrer Vereinigung zu stoffleitenden Gewebecomplexen zu gewinnen suchen. Es soll dabei blos auf die primäre Anordnung der Gewebe Rücksicht genommen werden.

A. Die einfachen Leitbündel.

Den einfachsten Bau zeigen jene Bündel des Leitungssystems, welche blos aus wasserleitenden Elementen bestehen. So setzen sich die feinen Gefässbündelanastomosen in Blättern und Stengelorganen häufig blos aus einigen Tracheiden zusammen, welche zarte Wasseradern vorstellen. Dieselben sind allerdings meistens von glykoseleitenden Gefässbündelscheiden umgeben, in

diesem Falle also strenge genommen nicht hierher gehörig. Allein es kommt auch vor, dass diese Wasseradern in Baströhren verlaufen, wie z. B. in derben Monocotylenblättern (Rhapis, Vanda furva) oder in dem flügelartigen »Deckblatte« des Fruchtstandes der Linde. Auf den rudimentären Tracheidenstrang im Laubmoosstämmchen ist hier gleichfalls nochmals hinzuweisen.

Viel häufiger sind zarte Leitbündel, welche blos aus eiweissleitenden Elementen, aus Cambiformzellen und Siebröhren mit ihren Geleitzellen bestehen. In allen Organen, durch welche ein ausgiebiger Eiweisstransport stattfindet, vor allem in Blüthenschäften, kommen neben den gewöhnlichen Gefässbündeln isolirt verlaufende Leptomstränge nicht selten vor. Sie durchziehen z. B. den peripherischen Theil des Markes in den Stengeln von Solanum-Arten, manchen Campanulaceen und verschiedenen Cichoriaceen. Im Blüthenschafte von Plantago lanceolata verlaufen sie, tangentiale Reihen bildend, zwischen den grösseren und kleineren Gefässbündeln. Bei verschiedenen Cucurbitaceen treten sie im Parenchym der Rinde auf und zwar sowohl an der Innenseite des corticalen Bastringes, wie auch ausserhalb desselben, an der Grenze zwischen Collenchym und Rindenparenchym; vereinzelt rücken sie selbst bis zur Epidermis vor. Alle diese Bündel stehen bei Cucurbita durch Queranastomosen miteinander in Verbindung und haben, wie A. Fischer betont hat, wahrscheinlich die Aufgabe, die in Entwickelung begriffenen mechanischen Gewebe, den Bastring und das Collenchym, mit Eiweissstoffen zu versorgen.

B. Die zusammengesetzten Leitbündel [14]).

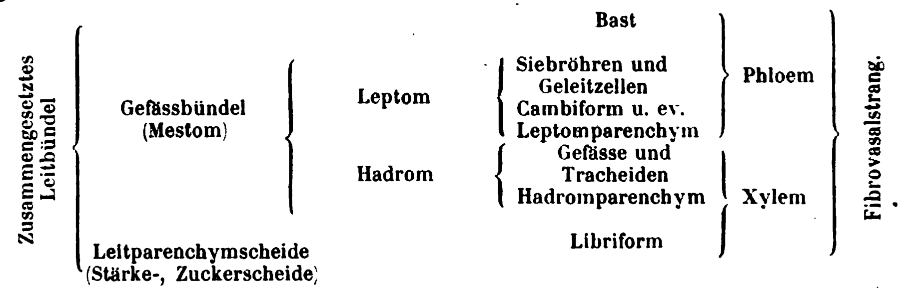
1. Allgemeines.

In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle vereinigen sich die stoffleitenden Elementarorgane zu zusammengesetzten Bündeln. Ein vollständiges typisches Leitbündel im anatomisch-physiologischen Sinne setzt sich demnach aus drei verschiedenen Arten von Gewebesträngen zusammen. Die eiweissleitenden Elemente, Siebröhren, Geleitzellen und eventuell Cambiformzellen bilden gewöhnlich allein, zuweilen mit Leitparenchym vereinigt, den zarten Leptomtheil (Siebtheil, Cribraltheil) des Bündels; die wasserleitenden Gefässe und Tracheiden, zu welchen sich fast immer Leitparenchym gesellt, bilden den derben Hadromtheil (Gefässtheil, Vasaltheil). Neben den eigentlich charakteristischen Bestandtheilen, den eiweissleitenden Elementen einerseits, den wasserleitenden andererseits, treten also im Leptom und Hadrom, besonders im letzteren, auch leitparenchymatische Elemente auf, die man somit als Leptom- und Hadromparenchym bezeichnen kann. Die Vereinigung von ein oder mehreren Leptom- und Hadromsträngen zu einem gemeinschaftlichen Strange heisst ein Gefässbündel (Mestom). In den meisten Fällen werden die Gefässbündel noch von verschiedenartigen Scheiden umschlossen; von Leitparenchymscheiden in den Spreiten der Laubblätter, von mannigfaltig gebauten Schutzscheiden in Stengeln, Blättern und Wurzeln.

So lange man nicht wusste, dass die mechanischen Stränge ein System für sich bilden und blos aus physiologischen Opportunitätsgründen mit den Gefässbündeln oftmals vereintläufig sind, betrachtete man die Gefässbündel mit Bastbelegen und Libriformfasern als morphologische Einheiten und nannte sie

Fibrovasalstränge. Der eine Theil des Fibrovasalstranges, das Phloem, entspricht dem Leptom mit seinem eventuellen Bastbelege; der andere Theil, das Xylem, entspricht dem Hadromtheile mit seinen mechanischen Fasern, dem Libriform. Besitzt das Gefässbündel auf der Leptomseite keinen Bastbeleg, so sind natürlich die Ausdrücke Leptom und Phloem gleichbedeutend; und fehlen dem Xylem die Libriformfasern, was bei den Monocotylen allgemein der Fall ist, so bedeutet Xylem dasselbe wie Hadrom[15]).

Zur nochmaligen kurzen Uebersicht über die anatomische Zusammensetzung der typischen Leitbündel und der Fibrovasalstränge möge das nachfolgende Schema dienen:



Da jede der drei stoffleitenden Gewebearten eines zusammengesetzten Leitbündels auch isolirt verlaufen und functioniren kann, so darf die Frage nicht als überflüssig bezeichnet werden, aus welchen Gründen die Pflanze in den meisten Fällen die Vereinigung dieser Stränge zu gemeinschaftlichen Leitbündeln dem isolirten Verlaufe entschieden vorzieht? Diese Gründe sind derzeit noch nicht genau zu übersehen, doch lassen sich immerhin einige Punkte namhaft machen, welche uns zur Orientirung dienen können.

Zunächst ist es eine auffallende anatomische Thatsache, dass die wasserleitenden Elementarorgane, vor allem die Gefässe, in der Regel von Zellen des Leitparenchyms begleitet werden. Man darf daraus den Schluss ziehen, dass die Gefässe und die betreffenden Leitparenchymzellen (Hadromparenchym) in irgend einer physiologischen Beziehung zu einander stehen. Schon früher (S. 278) ist daraufhingewiesen worden, dass diese Beziehung möglicherweise in einer activen Betheiligung des Hadromparenchyms an der Leitung des Wassers besteht. — Vielleicht liesse sich aber die nahezu constante Nachbarschaft der Gefässe und Parenchymzellen auch durch die Annahme erklären, dass die zur Herstellung der Wandverdickungen der Gefässe erforderlichen Baustoffe durch besondere Zellenzüge des Leitparenchyms den einzelnen Gefässen zugeführt werden müssen.

Nicht minder schwierig ist die Frage, weshalb das vorzugsweise wasserleitende Hadrom und das die Eiweissstoffe leitende Leptom zusammentreten und ein einheitliches Bündel bilden, da dieselben in ihrer Function von einander doch vollständig unabhängig sind. Es mögen hier mancherlei Umstände zusammengewirkt haben, welche schliesslich die typische Vereintläufigkeit von Leptom und Hadrom zur Folge hatten. Die Schutzbedürftigkeit des zarten Leptoms war bereits Grund genug, um seine Anlehnung an das derber gebaute Hadrom zu veranlassen; es geschah dies jedenfalls schon auf einer Stufe der phylogenetischen Entwickelung, auf welcher das mechanische System, das ich

zu den phylogenetisch jüngsten Gewebesystemen zähle, noch kaum vorhanden war. Erst später traten als weiteres Schutzmittel noch Bastbelege hinzu. Die Vereinigung von Leptom und Hadrom in den Assimilationsorganen bietet ferner den Vortheil, dass die Zu- und Ableitungseinrichtungen zwischen dem Assimilationsgewebe und den Leitbündel eine gemeinschaftliche Verwendung finden können, während bei getrenntem Verlaufe von Leptom, Hadrom und Leitparenchym eine bedeutende Vermehrung und zugleich Complication jener Einrichtungen die Folge sein müsste.

2. Die Bautypen der zusammengesetzten Leitbündel.

Nach der Anordnung des Leptoms und Hadroms unterscheidet man drei Hauptformen von Gefässbündeln; die concentrischen, radialen und collateralen Bündel. Dabei ist aber ausdrücklich zu bemerken, dass diese verschieden gebauten Gefässbündel in phylogenetischer Hinsicht nicht durchgehends gleichwerthig, d. h. also einander nicht immer homolog sind.

Von einem concentrischen Bau des Gefässbündels pflegt man zu sprechen, wenn einer der beiden Haupttheile die Mitte einnimmt und von dem anderen scheidenförmig umgeben wird. In dem einen Falle bildet der Hadromtheil die Mitte, das Leptom die Umhüllung. Ein solches Bündel kann man als hadrocentrisch (amphicribral) bezeichnen. Derart sind die Gefässbündel im Stamme und, mit Ausnahme der kleineren Bündel, auch im Laube der Farne gebaut. Auch verschiedene Dicotylen sind hierher gehörig. Die umgekehrte Anordnung der beiden Gefässbündeltheile, den leptocentrischen (amphivasalen) Bau, zeigen die Blattspurbündel in vielen Monocotylenrhizomen (Iris germanica, Cyperus aureus, Papyrus, Acorus calamus etc.), ferner die markständigen Bündel verschiedener Dicotylen (Piperaceen, Rheum- und Rumex-Arten, Phytolacca dioica, Arten von Drosera, Geranium, Aralia, Begonia, Statice, Campanula, Scorzonera u. a.).

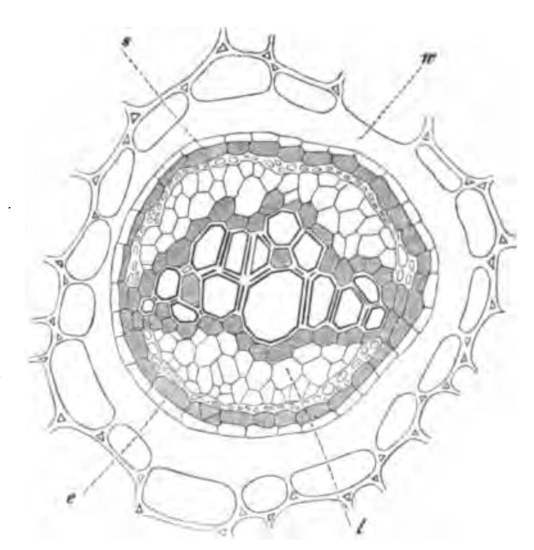


Fig. 125. Querschnitt durch ein kleineres Rhizombündel von Polypodium glaucophyllum; die Lumina der Leitparenchymzellen sind schraffirt dargestellt; *l* Leptom, *s* Parenchymscheide, *e* Schutzscheide, *w* die verdickten Wandungen des angrenzenden Gewebes. V. 320; nach Potonié.

Die hadrocentrischen Leitbündel der Farne besitzen im einfachsten Falle einen kreisrunden oder elliptischen Querschnitt (Fig. 125), sehr häufig gleichen sie flachen oder rinnig gefalteten Bändern mit V-, U-, oder X-förmiger Querschnittsform. Der Hadromtheil liegt, wie erwähnt, in der Mitte des Bündels,

wobei seine Contouren auf dem Querschnitt entweder dem Umrisse des Gesammtbündels folgen oder davon unabhängige, symmetrische Figuren bilden. In den schwächeren Bündeln besteht das Hadrom ausschliesslich aus spindelförmigen Treppentracheiden. Die engsten, zuerst angelegten sind Ring- und Spiraltracheiden. Wirkliche Gefässe sind selten (Pteris aquilina). In stärkeren Bündeln treten zwischen den wasserleitenden Elementen auch noch stärkeleitende Parenchymzellen auf, welche das Hadrom in der Regel auch gegen die Leptomhülle abgrenzen. Diese letztere besteht aus Siebröhren und eiweissreichen Cambiformzellen, welche die fehlenden Geleitzellen vertreten. Was die Ausbildung der Scheiden betrifft, so wird das Bündel zunächst von einer stärkehaltigen Parenchymscheide (»Phloemscheide«) umgeben, welche ein- bis mehrschichtig ist; an diese schliesst sich dann noch eine Schutzscheide an, über deren Bau in einem späteren Capitel zu sprechen sein wird.

Einer besonderen Erwähnung bedarf es schliesslich noch, dass das Leptom nach den Untersuchungen Potonié's bei der Mehrzahl der Farne das centrale Hadrom nicht continuirlich umgiebt; je nach der Querschnittsform des Hadroms wird die Leptomhülle an 2 oder mehr Stellen durch Zellenzüge des Leitparenchyms unterbrochen und in einzelne Streifen aufgelöst. Diese Zellenzüge stellen zugleich einen vollständigen Zusammenhang sämmtlicher Leitparenchymelemente her, welche sich innerhalb der Schutzscheide befinden und dem Gefässbündel angehören. In den Rhizomen der Polypodiaceen z. B. grenzt an jede der beiden Schmalseiten des Hadroms eine Lage von Leitparenchymzellen, welche nach aussen direct an die oben erwähnte Parenchymscheide grenzen (Fig. 125). So wird das Leptom in zwei sichelförmige Belege des Hadroms zertheilt.

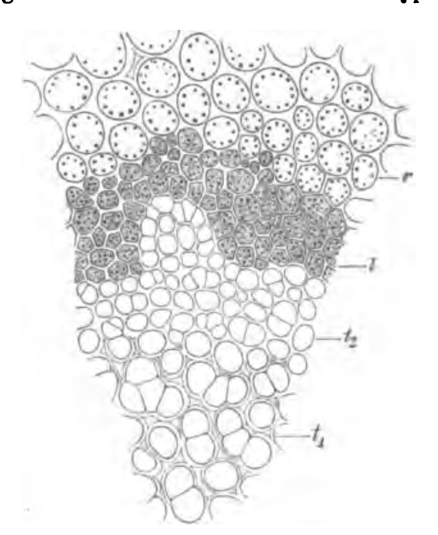


Fig. 126. Theil eines Querschnittes durch das Leitbündel eines Stämmchens von Polytrichum juniperinum; r Rindenparenchym, l Leptom, t_1 derbwandiger centraler, t_2 zarter peripherer Theil des Hadroms.

Der concentrische Bündelbau tritt uns bereits im Stämmchen der höchstentwickelten Laubmoose, der Polytrichaceen, entgegen. Das Leitbündel besteht hier aus einem centralen wasserleitenden Strange, der als rudimentäres Hadrom zu bezeichnen ist. Dasselbe differenzirt sich bei Polytrichum juniperinum und commune in eine derbere Innenpartie (Fig. 126 t_1), deren verdickte Wandungstheile rothbraun tingirt sind, und in eine zartere Mantelpartie, deren Wandungen farblos oder blos gelblich erscheinen (Fig. 126 t_2). In vertrockneten Stämmchen ist dieser äussere Theil des Hadromcylinders stark zusammengepresst. Der centrale Hadromstrang wird von dem aus 3—5 Zellschichten bestehenden rudimentären Leptomtheile umhüllt, welcher aus siebröhrenartigen und cambiformähnlichen Elementen besteht und zur Zeit lebhafter Stoffwanderung, vor

Allem während der Sporogon-Entwickelung reichlich Eiweisssubstanzen enthält. Bei langsamer oder sistirter Stoffwanderung enthält er auch mehr oder minder zahlreiche Stärkekörner.

Während bei den Polytrichum-Arten, sowie bei Pogonatum aloides das Hadrom der oberirdischen, aufrechten Stämmchen blos aus wasserleitenden Tracheiden besteht, treten bei Atrichum undulatum zwischen denselben noch stärkeführende Leitparenchymzellen auf, wie im Hadrom der höher entwickelten Pflanzen. In den unterirdischen rhizomartigen Stämmchen der Polytrichum-Arten, ferner im oberirdischen Stämmchen der neuseeländischen Polytrichacee Dawsonia superba sind zwischen den wasserleitenden Elementen des Leitbündels dickwandige mechanische Zellen eingeschaltet, die man unzweifelhaft mit Libriformfasern vergleichen darf. Der rudimentäre Hadromstrang wird so zu einem Xylemstrang.

Die Abgrenzung des concentrisch gebauten Leitbündels des Polytrichaceen-Stämmchens gegen die umgebende Rinde ist keine scharfe. Scheidenartige Bildungen, wie bei den Farnen, fehlen hier gänzlich. Auch hierin spricht sich also der noch rudimentäre Charakter des Leitbündels aus.

Die radialen Bündel der Wurzeln charakterisiren sich durch eine strahlige Anordnung des Leptoms und Hadroms. Der Hadromtheil bildet radiale Platten von grösserer oder geringerer Anzahl, zwischen welchen das Leptom in ebenso vielen isolirten Streifen auftritt. An den Grenzflächen der Leptom- und Hadromstrahlen sind meist in doppelter Lage zarte Leitparenchymzellen eingeschoben. Je stärker die Wurzel, desto zahlreicher sind in der Regel die Strahlen des Bündels. Bei den Dicotylen ist das letztere meist 2-, 3-, 4-, 6- bis 8-strahlig; bei den Monocotylen steigt diese Zahl bis auf 20, 50 und darüber. Mit Bezug auf die Entwickelungsgeschichte der Hadromplatten, deren Differenzirung an den entsprechenden Punkten der Peripherie beginnt, spricht man auch von diarchen, tetrarchen, pentarchen, hexarchen, polyarchen Bündeln. Im Centrum des Bündels stossen entweder die radialen Hadromplatten zusammen, wobei es häufig zur Ausbildung eines besonders weiten, axilen Gefässes kommt, z. B. in den Keimwurzeln verschiedener Gräser

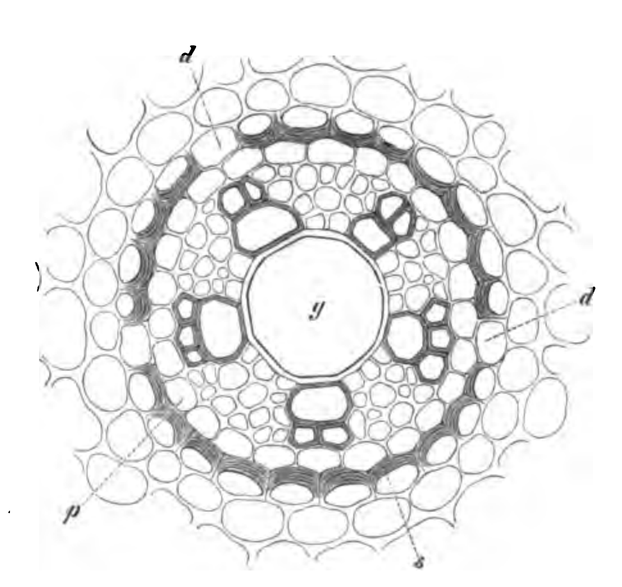


Fig. 127. Radiales Gefässbündel der Wurzel von Allium ascalonicum. *g* centrales grosses Gefäss, von welchem die 5 Hadromplatten ausstrahlen; *p* Pericambium; *s* Schutzscheide; *dd* die den Hadromtheilen opponirten Durchlasszellen.

und anderer Monocotylen (Fig. 127); oder die Mitte des Bündels wird von einem parenchymatischen Markgewebe (Fig. 128) oder von einem Baststrange eingenommen. Weil der radiale Bündeltypus in den meisten Wurzeln, also in zugfesten Organen, zur Anwendung kommt, so werden die Elemente des mechanischen Systems in vielen Fällen auch zwischen die einzelnen Radien des Gefässbündels vertheilt, da sie oft nur auf diese Weise ihre vom mechanischen Principe vorgezeichnete centrale Lagerung einnehmen können. Sichelförmige Bastbelege auf der Aussenseite der Leptomtheile sind blos in verschiedenen Papilionaceenwurzeln (Pisum, Phaseolus) beobachtet worden. — Das ganze Bündel wird von dem gewöhnlich einschichtigen Pericambium oder Pericykel umgeben, d. i. einer zartwandigen Parenchymzelllage, deren Hauptbedeutung darin liegt, dass in ihr die Anlegung der Seitenwurzeln erfolgt. Bei den untersuchten Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen und verwandten Familien wird das Pericambium in der Regel von den Hadromplatten unterbrochen, welche hier bis an die Schutzscheide des Bündels reichen.

Abweichungen vom typisch radialen Bau der Wurzelleitbündel sind gewöhnlich mit geänderten biologischen Verhältnissen oder gesteigerten Leitungsansprüchen verknüpft. Auf einige dieser Abweichungen wurde, soweit sie das mechanische System betreffen, bereits im IV. Abschnitte aufmerksam gemacht. Das Wesentliche dieser Abweichungen besteht darin, dass in dem mehr oder minder stark erweiterten Centralcylinder nicht nur ein Ring von radialen Hadrom- und Leptomsträngen auftritt, sondern dass innerhalb dieses Ringes noch zahlreiche unregelmässig zerstreute Gefässe und Leptombündel zerstreut sind. Hierher gehören die Luftwurzeln verschiedener epiphytischer Aroideen, die Wurzeln der Musaceen und verschiedener Palmen, sowie die Stützwurzeln der Pandaneen. Die bei dicken Luftwurzeln fast immer zu beobachtende starke Erweiterung des Centralcylinders, wodurch eine Annäherung der wasserleitenden Bahnen an die Peripherie der Wurzel erzielt wird, hat offenbar die Bedeutung einer erleichterten Wasserversorgung der Rinde. — Inwieweit die in Rede stehende Anomalie des Bündelbaues mit gesteigerten Leitungsansprüchen zusammenhängt, geht sehr schön aus dem zuerst von Schimper hervorgehobenen Unterschied im Bau der Haft- und der Nährwurzeln verschiedener epiphytischer Aroideen hervor[16]. Bei Monstera deliciosa beträgt der Durchmesser des Centralcylinders der die Pflanze an das Substrat befestigenden

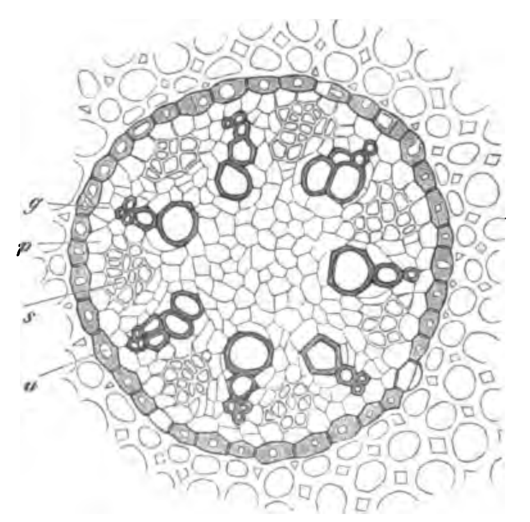


Fig. 128. Querschnitt durch das heptarche Gefässbündel einer Adventivwurzel von Primula Auricula; *g* Gefässplatte, *s* Leptombündel. *p* Pericambium, *u* Schutzscheide. V. 225, nach de Bary.

Haftwurzeln nur ein Drittel des ganzen Wurzeldurchmessers. Ausser den typischen Hadrom- und Leptomplatten, deren Gefässe und Siebröhren englumig sind, treten in dem stark sklerotischen Mark keine stoffleitenden Elemente auf. In den senkrecht herabwachsenden und in den Boden eindringenden Nährwurzeln dagegen beträgt der Durchmesser des Centralcylinders die Hälfte von dem der ganzen Wurzel; und abgesehen von den typischen Hadrom- und Leptomplatten durchziehen weitlumige Gefässe und Siebröhren das ganze Mark.

Radiale Gefässbündel kommen noch in den Stämmen der Lycopodiaceen und in den Stolonen von Nephrolepis vor. Bei Lycopodium-Arten mit aufrechtem Stamme bildet das Hadrom strahlige Platten, die in der Mitte vereinigt sind. Bei Arten mit niederliegendem dorsiventralem Stamme sind die Hadromplatten von einander getrennt und bilden parallel zur Bodenfläche orientirte Bänder, deren mehr oder minder gekrümmte Randpartien aus Ring- und Spiraltracheiden bestehen, während nach innen zu weite Treppentracheiden folgen. Die Tracheidenbänder sind von einer Schicht von Hadromparenchym umgeben. Zwischen den Hadromplatten befinden sich die Leptomtheile.

Ein collaterales Gefässbündel kommt zu Stande, wenn Leptom- und Hadromtheil neben einander verlaufen und sich dabei seitlich berühren. Wird ein Hadromstrang von zwei einander gegenüberstehenden Leptombündeln be-

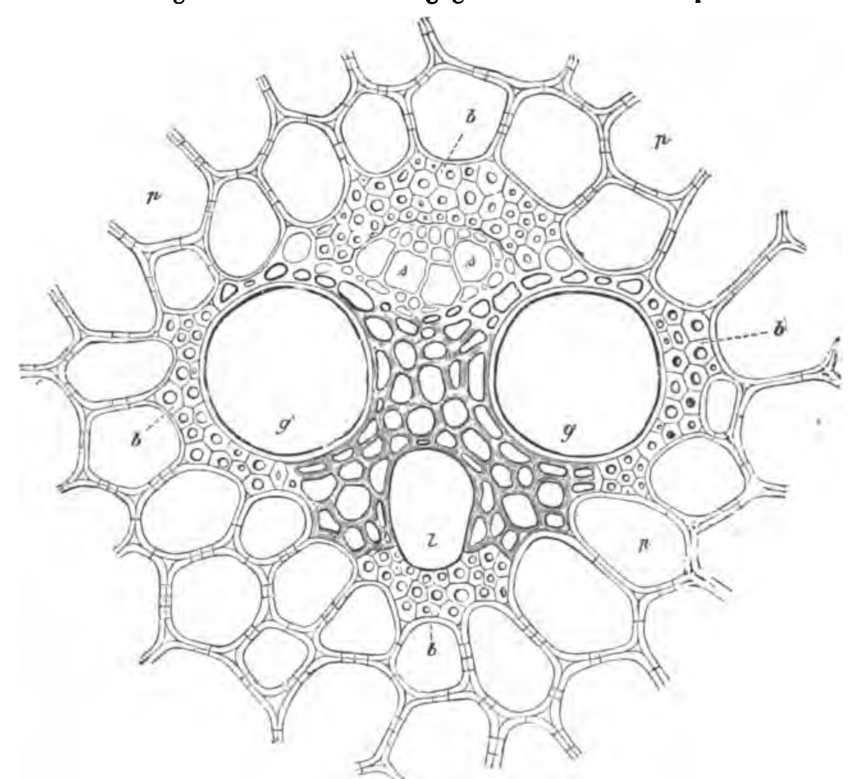


Fig. 129. Collaterales Gefässbündel aus dem Halm von Bambusa Simonii mit Bastbelegen. *g* grosse getüpfelte Gefässe; *l* intercellulare Luftlücke — dazwischen Gefässe und Tracheiden; *ss* Siebröhren, darüber und darunter Geleitzellen und Cambiform; *bb* die 4 Bastsicheln; die oberste zum Schutze des Leptoms; die beiden seitlichen zum Schutze der beiden grossen Gefässe; *pp* starkwandiges Grundparenchym.

gleitet, so pflegt man das Gefässbündel als bicollateral zu bezeichnen. Den erstgenannten Bau zeigen in typischer Weise die Gefässbündel im Stamm und Blatt der Phanerogamen und Gymnospermen; ferner die Bündel in den Stengeln der Equiseten und die kleineren Gefässbündel in den Blattspreiten der meisten Farne.

Die Querschnittsform der collateralen Gefässbündel ist weniger variabel als die der concentrischen Stränge. Gewöhnlich ist ihr Umriss annähernd kreisrund, elliptisch oder eiförmig. Zuweilen erscheint das Bündel seitlich zusammengedrückt, bandförmig, wie z. B. in den Blättern von Scitamineen, Pandanus, Hyacinthus, Hypochaeris etc. Hadrom und Leptom sind in der Regel derart gebaut und zusammengefügt, dass das Bündel einen monosymmetrischen Körper bildet.

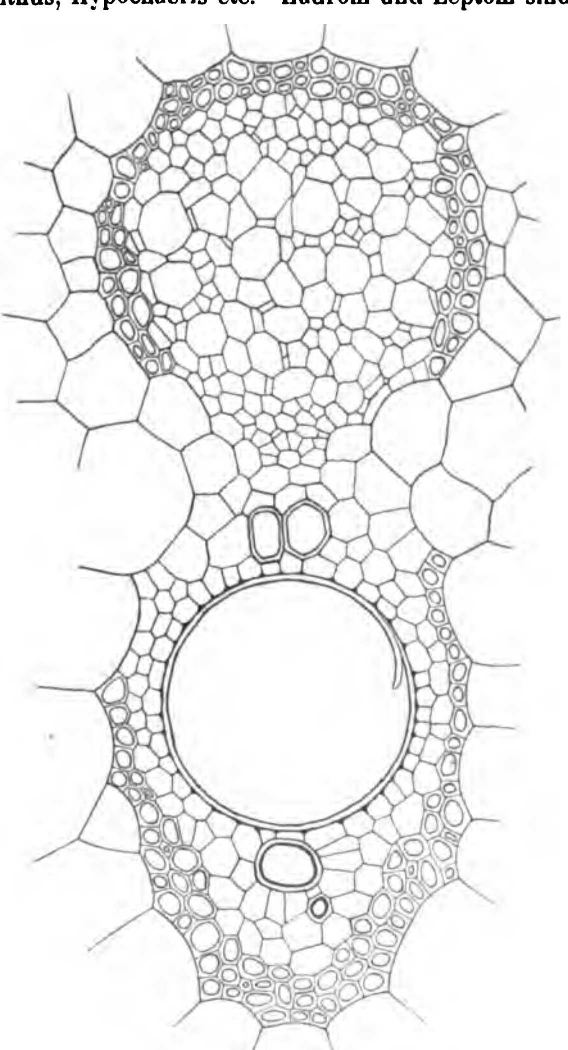


Fig. 130. Gefässbündel der Blattscheide von Musa paradisiaca.

Der Bau der collateralen Gefässbündel ist ein überaus mannigfaltiger. Bei vielen Monocotylen kommt ein sehr charakteristischer Bündeltypus dadurch zu Stande, dass der Hadromtheil im Querschnitte ein V bildet, dessen Grund von einigen Spiral- und Ringgefässen, zuweilen auch von einem Intercellulargang eingenommen wird, während an den Enden der beiden Schenkel je ein sehr weites Gefäss mit spiraliger oder eng netzfaseriger Wandverdickung liegt (Fig. 129). Zwischen den Schenkeln ist entweder das Leptom eingeschlossen oder eine Gruppe von engen Gefässen, wie z. B. bei vielen Gräsern. Die Gefässbündel mancher anderer Monocotylen zeichnen sich dadurch aus, dass ihr Hadromtheil in seiner Mitte ein besonders weites Gefäss besitzt, wie z. B. bei Musa, Maranta, Calamus u. a. (Fig. 130). Auch das Leptom der Monocotylen-

Gefässbündel zeigt mancherlei Variationen seines Baues und seiner Anordnung. Der Hauptmasse nach besteht es blos aus Siebröhren und Geleitzellen. Cambiform und Leptomparenchym treten zumeist blos in spärlicher Ausbildung an den Seitenrändern des Bündels auf. In den Blattstielen verschiedener Palmen sind die schützenden Bastschienen, wie Kny gezeigt hat, mit leistenförmigen Fortsätzen versehen, welche, nach innen vorspringend, das Leptom in zwei oder mehrere Gruppen theilen und dasselbe gegen Druck schützen. — In den collateralen Bündeln der Dicotylen und Gymnospermen sind die Hadromelemente gewöhnlich in Reihen angeordnet, welche parallel zur Symmetrieebene des Bündels laufen (Fig. 131). Schon frühzeitig kommt es nämlich zur Bildung eines

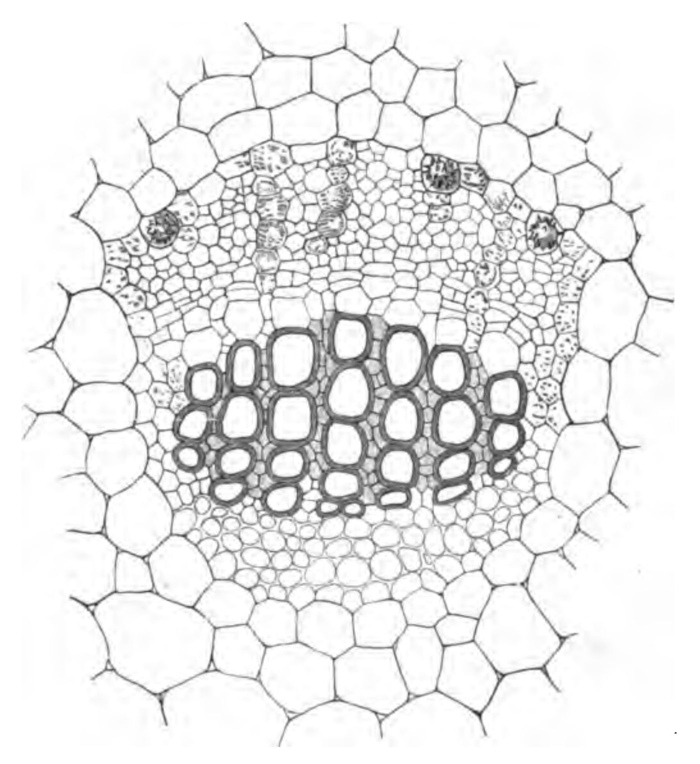


Fig. 131. Collaterales Gefässbündel aus dem Blatte von Malva silvestris.

Reihencambiums, dessen Thätigkeit an der Grenze zwischen Leptom und Hadrom sehr spät oder gar nicht erlischt. Im letzteren Falle bilden diese persistirenden Cambiumstreifen der Gefässbündel eventuell die Ausgangspunkte zur Herstellung des Verdickungsringes. Bei den Monocotylen dagegen bleibt nicht nur zwischen Leptom und Hadrom keine theilungsfähige Zone übrig, es kommt hier auch kein Reihencambium zu Stande; das primordiale Procambium verwandelt sich direct in Dauergewebe.

Der bei zahlreichen Monocotylen (Butomus, Sagittaria, Alisma, Cyperaceen, Juncaceen, Acorus Calamus u. a.) und bei den Equiseten im Hadrom auftretende, mehr oder minder weite Intercellulargang, dessen Wänden die Verdickungs-

leisten zerrissener Ring- und Spiralgefässe anhaften, enthält nach Westermaier's Beobachtungen wenigstens zeitweilig Wasser[17]). Doch bleibt es unentschieden, ob er dabei blos als Wasserreservoir fungirt oder auch an der Wasserleitung betheiligt ist.

Die collateralen Gefässbündel sind im Stamme gewöhnlich so orientirt, dass das Leptom der Peripherie, das Hadrom dem Centrum zugekehrt ist. Im dorsiventralen Blatte ist die Anordnung eine gleichsinnige, indem sich das Leptom der Unter-, das Hadrom der Oberseite des Blattes zukehrt.

3. Die physiologische Bedeutung der verschiedenen Bündeltypen.

Gehen wir nun zur physiologischen Bedeutung der vorstehend geschilderten Haupttypen des Gefässbündelbaues über, so ist zunächst zu bemerken, dass dieses Problem nur unter gleichzeitiger Berücksichtigung der phylogenetischen Verhältnisse mit Erfolg zu behandeln ist. Wir haben daher jenen Typus des Gefässbündelbaues zum Ausgangspunkte unserer Betrachtung zu wählen, welcher in der phylogenetischen Entwickelung des Pflanzenreiches zuerst aufgetreten ist. Dies ist der concentrische Bündelbau mit centralem Hadrom, wie er bereits in den Stämmchen der höchst entwickelten Laubmoose, der Polytrichaceen, ferner in einfachster Form auch an der Basis noch junger Farnstämme zu beobachten ist. Von diesem Typus ist dann sowohl der radiale wie der collaterale Typus des Bündelbaues abzuleiten.

Um zunächst zum physiologischen Verständnisse des concentrischen Bündelbaues mit centralem Hadrom zu gelangen, haben wir uns folgende Frage vorzulegen: auf welche Weise kam es in einem gleichartig gebauten, stranglosen Stengelorgane durch allmählich fortschreitende Arbeitstheilung zur Bildung eines axilen, concentrisch gebauten Gefässbündels?

Vergegenwärtigen wir uns ein einfach gegliedertes Pflänzchen mit aufrechtem, blättertragendem Stengel, welcher an seiner Basis die Absorptionsorgane trägt. Am einfachsten gestaltet sich die Stoffleitung zweifellos in jenem Stengelabschnitte, welcher zwischen dem untersten Blatte und der Stengelbasis gelegen ist. Das in die Laubblätter aufsteigende Wasser mit den gelösten Nährsalzen begegnet den in die wachsenden Absorptionsorgane absteigenden plastischen Baustoffen. Hier realisirt sich demnach die Idee des auf- und des absteigenden Saftstroms. Die räumliche Trennung beider Ströme ist nun offenbar eines der ersten Erfordernisse für eine ungestörte Stoffleitung. So kommt es denn zur Ausbildung eines wasserleitenden Gewebestranges, welchem in dem aufrechten, radiär gebauten Stengel die axile Lage zugewiesen wird. Diese erste Stufe der Arbeitstheilung zeigt sich in den beblätterten Laubmoosstämmchen mit einfach gebautem Centralstrange. Das wasserleitende Bündel wird von einer parenchymatischen Rinde umgeben, der gemeinschaftlichen Bahn für die plastischen Baustoffe, die Kohlehydrate und die Proteïnsubstanzen. Die Arbeitstheilung schreitet aber noch weiter fort und weist auch den vorhin genannten Substanzen gesonderte Leitungsbahnen zu. Für die Kohlehydrate bleibt das Rindenparenchym reservirt, während die Eiweisssubstanzen in einem neu auftretenden

Leitungsgewebe, im Leptom, geleitet werden. Dieses zarte schutzbedürftige Gewebe wird sich in dem biegungsfesten Stengel der neutralen Achse möglichst anzunähern suchen; da in derselben bereits der wasserleitende Strang liegt, so bleibt dem Leptom nur übrig, sich an den letzteren ringsum anzulehnen. Auf diese Weise kommt also ein axiles, concentrisch gebautes Gefässbündel zu Stande.

Nach der hier dargelegten Entstehungsweise des concentrisch gebauten Gefässbündels ist dasselbe nicht schon von Anfang an eine histologische Einheit gewesen, es hat sich nicht etwa aus einem homogen gebauten »Urleitbündel« allmählich heraus differenzirt. Es liegt hier vielmehr ein ähnliches Zusammentreten verschiedener Stranggewebe zu einer histologischen Einheit höherer Ordnung vor, wie bei der Vereinigung von Bast- und Mestombündeln zu Fibrovasalsträngen.

Das primäre, axile Leitbündel des Stammes, welches sich gegen die umgebende Rinde eventuell durch eine entwickelungsgeschichtlich zu dieser letzteren gehörige Schutzscheide abgrenzt, ist die erste Ausbildungsstufe des sog. Centralcylinders, oder der Stele (Säule), wie ihn van Tieghem genannt hat. Bei den meisten Pteridophyten ist eine einzige Stele blos an der Stämmchenbasis der jungen Pflanze vorhanden. Mit der Erstarkung des Stammes verzweigt sich, ganz allgemein ausgedrückt, dieser primäre Centralcylinder, auf dem Stammquerschnitte tritt eine grössere Anzahl von Stelen auf, die alle den Bau concentrischer Gefässbündel besitzen, und von Strasburger als Schizostelen bezeichnet werden. Der Stamm selbst ist polystel geworden.

Der Centralcylinder der Wurzeln, welcher aus einem radial gebauten Gefässbündel mit seinem Pericambium (dem Pericykel) besteht, ist dem primären Centralcylinder des Stammes homolog; oder mit anderen Worten: die radialen Gefässbündel sind zweifellos aus den hadrocentrisch gebauten hervorgegangen. Das Hadrom hat an 2, 3 oder mehreren Punkten die Leptomhülle durchbrochen und dieselbe in ebensoviele einzelne Streifen aufgelöst. Wenn man bedenkt, dass in den mit einem Absorptionsgewebe versehenen Wurzeltheilen das aufgenommene Wasser bei concentrischem Bündelbau erst die eiweissleitende Leptomhülle passiren müsste, bevor es in seine eigentlichen Leitungsbahnen gelangen würde, so begreift man vollständig, dass ein möglichst weites und allseitiges Vordringen der Gefässplatten, d. h. der radiale Bündelbau in gleicher Weise die Zufuhr des Wassers zu seinen Leitungsbahnen erleichtert, wie er andererseits auch eine Störung in der Leitung der Eiweisssubstanzen durch einen queren Wasserstrom hintanhält.

Der radiale Bau der Wurzelstränge erweist sich ferner auch mit Rücksicht auf die Entstehung der Seitenwurzeln als zweckmässig. Die Herstellung continuirlicher Wasserbahnen erfordert selbstverständlich den directen Anschluss der Gefässe der Seitenwurzeln an die der Mutterwurzel; ein solcher Anschluss wäre aber sehr erschwert, wenn die neu entstehenden Gefässe eine mehr oder minder dicke Leptomhülle durchqueren müssten; dies wäre natürlich nur durch Vermittelung eines Folgemeristems möglich, doch ist gerade das Siebröhren führende Leptom zur Bildung eines Folgemeristems nur schlecht geeignet. Bei radialem Bündelbau dagegen, wo die Gefässplatten unmittelbar an den Entstehungsherd der Seitenwurzeln, das Pericambium, stossen, ergiebt sich jener Anschluss der Gefässe ganz von selbst.

Inwieweit der radiale Bündelbau der Lycopodiumstämme eine physiologische Erklärung zulässt, bleibt einstweilen dahingestellt. Wenn die Auffassung richtig ist, dass das centrale Gefässbündel von Lycopodium phylogenetisch aus der Verschmelzung mehrerer »Schizostelen« hervorgegangen ist, also, um mit van Tieghem zu sprechen, eine Gamostele vorstellt, so würde es sich darum handeln, die physiologischen Vortheile einer solchen Verschmelzung ausfindig zu machen.

Gehen wir nun zur physiologischen Erklärung des collateralen Bündelbaues über, so haben wir Stamm und Blatt auseinanderzuhalten.

Zunächst soll der Uebergang vom concentrischen zum collateralen Typus in einem Laubblatte besprochen werden, den man nach meinen Untersuchungen in den Blattwedeln der Farne von Stufe zu Stufe verfolgen kann. Man beobachtet hier gewöhnlich schon im Blattstiele, zum mindesten in den Hauptrippen der Wedelspreite, dass der Hadromtheil der concentrisch gebauten Bündel seine centrische Lage mehr und mehr verlässt und der morphologischen Oberseite des Blattes zustrebend das oberseits gelegene Leptom gewissermaassen bei Seite drängt. So kommt nun zunächst ein excentrischer Bündelbau zu Stande. Schliesslich wird aber die dünne Leptomschicht der Oberseite ganz durchbrochen und die kleineren Gefässbündel der Spreite sind collateral geworden. Aus diesen leicht zu beobachtenden Thatsachen folgt also für die Farne mit Nothwendigkeit, für die Phanerogamen mit grösster Wahrscheinlichkeit, dass der collaterale Bau des Gefässbündels und seine Orientirung im flach ausgebreiteten Laubblatte eine Folgeerscheinung der Dorsiventralität des Blattes ist. Dieselbe hängt zweifellos mit der physiologischen Function des Laubblattes zusammen und auch diese Annahme wird durch die vergleichende Anatomie des Farnblattes gestützt. Je ausgesprochener nämlich das specifische Assimilationsgewebe, die Palissadenschicht, ausgebildet ist, desto durchgreifender ist der collaterale, beziehungsweise excentrische Bau des Bündelsystems. Das Palissadengewebe übt auf das Hadrom der darunter sich ausbreitenden Gefässbündel gewissermaassen eine Anziehung aus, so dass der concentrische Bau in den excentrischen und schliesslich in den collateralen übergeht. Dieser Einfluss des Palissadengewebes auf die Lagerung des Hadroms erklärt sich zweifellos dadurch, dass letzteres das Assimilationsgewebe mit Wasser und Nährsalzen zu versorgen hat. Der Austritt dieser Stoffe aus dem Gefässbündel wird demnach hauptsächlich nach oben zu erfolgen und bei concentrischem Bau des Bündels durch eine Leptomschicht verzögert werden. Zur Herstellung eines möglichst directen Stoffverkehrs zwischen Hadrom und Palissadengewebe dringt also das erstere nach oben vor und die oberseitige Leptomschicht verschwindet gänzlich. Da der Austritt des Wassers und der Nährsalze hauptsächlich aus den schwächeren Gefässbündeln erfolgt, so erklärt es sich, weshalb im Farnblatte blos die zarten Bündel collateral gebaut sind.

Ein und dasselbe Princip beherrscht also nach den hier vorgetragenen Anschauungen den directen Uebergang der concentrischen Gefässbündel zum radialen, wie zum collateralen Typus. Hier wie dort handelt es sich um eine Erleichterung des Stoffverkehrs, welche in den Wurzeln den Eintritt, im Laubblatt den Austritt der vom Hadrom hauptsächlich geleiteten Stoffe — des Wassers und der Nährsalze — betrifft. Der radiäre Bau der Wurzeln hat ein



allseitig radiales, der dorsiventrale Bau des Laubblattes ein blos einseitiges Vordringen des Hadroms zur Folge und so kommt es zur Ausbildung zweier ganz verschiedener Bündeltypen.

Wenn ausser den dorsiventralen Laubblättern auch Kelch- und Blumenblätter, Niederblätter, Knospentegmente etc. collaterale Gefässbündel mit nach oben gekehrtem Hadrom besitzen, so dürfte es sich hier höchst wahrscheinlich um eine Vererbungserscheinung handeln. Alle jene verschiedenen Blattbildungen sind nämlich phylogenetisch jedenfalls aus grünen Laubblättern hervorgegangen.

Im Stamme der Dicotylen, Gymnospermen und Equiseten, wo die collateralen Gefässbündel mit auswärts gekehrtem Leptom und einwärts gekehrtem Hadrom in einem Kreise angeordnet sind, lässt sich eine Vorstellung von dem Zustandekommen des collateralen Bündelbaues auf Grund der phylogenetischen Verhältnisse gewinnen. Der ganze Gefässbündelkreis repräsentirt hier sammt dem von ihm umschlossenen Marke, den die Bündel seitlich trennenden primären Markstrahlen und dem äusseren Gewebemantel, welcher bis zur Schutzscheide oder Stärkescheide reicht, dem Pericykel, einen einzigen Centralcylinder, welcher dem Centralcylinder der Wurzel oder dem eines noch jungen Farnstammes homolog ist. Es fragt sich jetzt, wie dieser Centralcylinder mit seinen oft zahlreichen collateralen Gefässbündeln aus dem primären Centralcylinder, der im wesentlichen ein concentrisch gebautes Gefässbündel mit centralem Hadromtheile vorstellt, entstanden ist.

Schon bei den Wurzeln tritt in der Mitte des Centralcylinders nicht selten ein parenchymatisches Mark auf (Fig. 128), so dass das Gefässbündelgewebe auf dem Querschnitt zu einem Ringe erweitert wird. So ist es auch in der Mitte des ursprünglich hadrocentrisch gebauten Stammbündels zur Bildung eines Markcylinders gekommen, dessen Durchmesser allmählich immer grösser wurde. Das Gefässbündelgewebe des Centralcylinders erweiterte sich zu einem aus Leptom und Hadrom bestehenden Doppelringe, resp. Hohlcylinder. Welche Erscheinung dabei die primäre gewesen ist, das Auftreten eines Markes, oder die Tendenz des Gefässbündelgewebes, die centrale Lagerung mit einer mehr peripherischen zu vertauschen, lässt sich nicht mit Sicherheit angeben; wahrscheinlich sind beide Momente physiologisch wirksam gewesen. Vor der Ausbildung des mechanischen Systems, welches zweifellos zu den phylogenetisch jüngsten Gewebesystemen gehört, hat hauptsächlich das derbwandige Hadrom die nöthige Festigkeit der Organe herzustellen gehabt, wie solches ja auch noch heutzutage bei vielen schwächer gebauten Pflanzen zutrifft. In biegungsfesten Organen strebte daher das Hadrom nach peripherer Anordnung in Gestalt eines Hohlcylinders und auf diese Weise wurde dann auch das dem Hadrom vorgelagerte Leptom nach aussen gedrängt. Auch das Bedürfnis nach einer rascheren Versorgung der transpirirenden Rinde mit Wasser mag bei dem Vorrücken des Hadroms gegen die Peripherie zu mitgewirkt haben. Andererseits bot auch die Entstehung eines parenchymatischen Markcylinders mancherlei physiologische Vortheile, worunter ich blos einen hervorheben will: der Stamm gelangte dadurch in den Besitz eines Gewebes für zeitweilige Stoffspeicherung, so dass die primäre Rinde in höherem Maasse der Stoffleitung dienstbar gemacht werden konnte.



Die Zerklüftung des Leptom- und Hadromringes in einzelne collaterale Gefässbündel war dann wohl eine Folge des Bedürfnisses, das stoffspeichernde Mark in ausgiebigerer Weise mit der stoffleitenden Rinde in Verbindung zu setzen. Es entstanden die primären Markstrahlen, deren Anfänge wohl nur radial vorspringende Leisten des Markcylinders waren, welche zunächst blos das Hadrom in einzelne Bündel zerklüfteten, den Leptomring aber noch intact liessen. Diese Uebergangsstufe hat sich nach den sorgfältigen Untersuchungen von Zenetti im Bau des Centralcylinders des Stammes von Osmunda regalis bis auf die Gegenwart erhalten. Der Osmunda-Stamm ist in dieser Hinsicht ein Ueberbleibsel aus jener Periode in der phylogenetischen Entwickelung des Pflanzenreiches, in welcher sich der Uebergang vom concentrischen Bündeltypus zum Gefässbündelkreise vollzogen hat. Sobald dann die radialen Fortsätze des Markcylinders auch das Leptom durchbrochen hatten und damit zu vollständigen primären Markstrahlen geworden waren, ist die Zerklüftung des Gefässbündelgewebes des Centralcylinders in eine Anzahl isolirter, collateraler Gefässbündel mit nach auswärts gekehrtem Leptom vollzogen gewesen.

Die Anordnung der collateralen Gefässbündel in einen einzigen Kreis, wie wir sie bei den Equiseten, Gymnospermen und den meisten Dicotylen beobachten, muss demnach wohl als eine ursprünglichere Erscheinung gelten, als die Anordnung in mehreren Kreisen, wie sie bei verschiedenen Dicotylen vorkommt, und die auf dem Querschnitt des Stammes zerstreute Anordnung, welche für die Monocotylen charakteristisch ist. Da auf diese Verhältnisse in einem späteren Capitel noch ausführlicher zurückzukommen sein wird, so mag hier nur noch die Bemerkung Platz finden, dass für diese abweichenden Anordnungsverhältnisse in erster Linie sicherlich blos physiologische Momente maassgebend gewesen sind, und dass es ein verfehltes Beginnen wäre, wenn man auch bei diesen abweichenden Typen sämmtliche Gefässbündel von dem ursprünglichen Gefässbündelgewebe des Centralcylinders phylogenetisch ableiten wollte. Das Gefässbündelsystem ist ebensowenig eine phylogenetische Einheit wie die übrigen physiologischen Systeme. Nachdem einmal im Idioplasma die Anlagen für den collateralen Gefässbündelbau zur Entwickelung gelangt waren, konnten auch unabhängig von dem primären Gefässbündelgewebe des Centralcylinders überall dort, wo es das physiologische Bedürfnis erheischte, im Markgewebe, oder in der primären Rinde, als Anastomosen in den Stammknoten und in den Blattspreiten neue Gefässbündel angelegt werden, die dann sonach phylogenetische Neubildungen vorstellten.

Wie wir gesehen haben, sind die collateralen Gefässbündel im Stamm so orientirt, dass das Leptom der Peripherie, das Hadrom der Achse zugekehrt ist. Diese Anordnung ist das Ergebniss zweier gleichsinnig wirkender Momente. Im Laubblatt ist das Hadrom aus physiologischen Gründen der Oberseite, das Leptom der Unterseite zugekehrt. Wenn nun ein solches Bündel ohne nennenswerthe Drehung aus dem Blatt in den Stamm einbiegt, so würde die oben angegebene Orientirung im Stamm auch dann gegeben sein, wenn nicht auch das zweite, phylogenetische Moment dieselbe Orientirung zur Folge hätte. Denn nach der Zerklüftung des ursprünglichen, aus einem concentrischen Gefässbündel mit peripherem Leptomtheil bestehenden Centralcylinders müssen, wenn Leptom und Hadrom ihre gegenseitige Lagerung beibehalten, die collateralen Bündel

die angegebene Orientirung zeigen. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, dass diese Orientirung der Bündel im Stamme gleichfalls von manchen Vortheilen begleitet ist. Bei den Dicotylen und Gymnospermen steht sie z. B. im engsten Zusammenhange mit den Vorgängen des secundären Dickenwachsthums; ferner wird im biegungsfesten Stengel das nach auswärts gekehrte Leptom um so leichter Gelegenheit finden, sich an schützende Baststränge und Bastringe anzulehnen.

Die Schutzbedürftigkeit des Leptoms kann unter Umständen sogar eine im Vergleich zur normalen verkehrte Lagerung des ganzen Gefässbündels bedingen. So schliessen sich nach Heinricher die kleinen rindenständigen Bündel der Centaureen mit ihren Leptomtheilen häufig an das subcorticale Stereom an und wenden ihr Hadrom nach auswärts. Damit ist zugleich der Vortheil verbunden, dass das wasserleitende Hadrom unmittelbar an das Assimilationssystem grenzt. — Derartige Abweichungen von der normalen Orientirung der collateralen Gefässbündel sind auch sonst nicht selten.

Wir haben jetzt noch zwei Typen des Gefässbündelbaues zu betrachten, die sich vom einfach collateralen Typus ableiten lassen.

Was zunächst das bicollaterale Gefässbündel betrifft, so wurde bereits erwähnt, dass sich dasselbe von dem einfach collateralen durch das Vorhandensein zweier Leptomtheile unterscheidet; der eine von diesen grenzt an den Aussenrand, der andere an den Innenrand des Hadromtheiles. Man darf diese Verdoppelung des Leptoms mit um so grösserer Berechtigung als eine Folge gesteigerter Leitungsansprüche an dieses Gewebe ansehen, als in einem und demselben Stengel ausser den bicollateralen Bündeln häufig auch isolirte Leptomstränge auftreten, z. B. bei den Cucurbitaceen, Cichoriaceen und manchen Solanaceen. Es fragt sich jetzt nur, weshalb es die Pflanze vorzieht, anstatt der einfachen Querschnittsvergrösserung des äusseren Leptomtheiles das Gefässbündel noch mit einem inneren Leptombelege auszustatten. Die Antwort hierauf wird möglicherweise in dem Hinweise auf die Schutzbedürftigkeit des Leptoms bestehen. In dem Abschnitte über das secundäre Dickenwachsthum werden wir noch ausführlicher hören, dass, wenn das peripherisch gelagerte Leptom eine grössere Mächtigkeit erlangt, sehr häufig besondere Schutzeinrichtungen in Form von localmechanischen Baststrängen und Bastplatten nothwendig werden, welche sich zwischen die Leptomschichten einschieben. In einjährigen Stammorganen wird der gleiche Effect mit geringerem Materialaufwande dadurch erzielt, dass ein Theil des Leptoms auf die Innenseite des derben Hadroms verlegt wird, wo neben dem hierdurch erlangten Schutze auch die Zug- und Druckspannungen bei eventuellen Biegungen auf ein geringeres Maass eingeschränkt sind.

Das Auftreten zweier Leptomtheile hängt aber möglicherweise auch damit zusammen, dass gesonderte Leitungsbahnen für zwei entgegengesetzte Stromrichtungen geschaffen werden. Für die bicollateralen Blattbündel von Cucurbita giebt A. Fischer an, dass der obere Leptomtheil hauptsächlich in noch jungen Blättern functionirt, in ausgewachsenen dagegen entleert ist, während der untere Leptomtheil auch im ausgewachsenen Blatte inhaltreiche Siebröhren führt. Strasburger folgert daraus, dass der obere Leptomtheil, welcher überdies englumige Siebröhren besitzt, blos dem noch wachsenden Blatte Baustoffe zuführt und dann seine Rolle ausgespielt hat, während das untere Leptom wie bei

anderen Pflanzen mit einfach collateralen Bündeln zur Aufnahme und Ableitung der in den Blättern erzeugten organischen Stickstoffverbindungen dient.

Durch mancherlei Uebergänge sind mit den collateralen die concentrischen Bündel mit centralem Leptom, die leptocentrischen Bündel, verbunden, deren besonders häufiges Vorkommen in Monocotylen-Rhizomen und im Markgewebe verschiedener Dicotylen bereits einen Fingerzeig abgiebt, in welcher Richtung man die physiologische Erklärung dieses Bündelbaues zu suchen hat. Es sind hauptsächlich stoffspeichernde Organe und Gewebe, in denen leptocentrische Bündel auftreten, wobei es sich hauptsächlich um die Speicherung von Kohlehydraten und eventuell auch von Wasser handelt. Die ringförmige Ausbreitung des Hadroms um das Leptom herum hat nun, wie Strasburger hervorgehoben hat, augenscheinlich die Bedeutung, eine möglichst grosse Anzahl von Tracheen und Tracheiden mit dem benachbarten Speichergewebe in directe Berührung zu bringen. Da nun, wie wir in einem späteren Abschnitte sehen werden, die Wasserleitungsbahnen verschiedener Holzgewächse im Frühjahr bei der Entfaltung von Laub- und Blütensprossen auch Kohlehydrate leiten, so wäre es möglich, dass die Gefässe und Tracheiden der leptocentrischen Bündel in gleicher Weise fungiren und dass ihre periphere Lagerung eine rasche Entleerung der Speichergewebe begünstigt. Dies gilt natürlich auch für die eventuell gespeicherten Wassermengen. Jedenfalls hat diese von Strasburger aufgestellte Erklärung des leptocentrischen (amphivasalen) Bündelbaues manches für sich.

C. Die Leitbündelendigungen.

Die letzten zahlreichen Auszweigungen der Gefässbündel enden gewöhnlich im Assimilationssystem der Blätter, weil dieses Gewebe einestheils an die Wasserversorgung die grössten Ansprüche stellt und anderntheils die von ihm erzeugten Baustoffe an das Leitungssystem abzuliefern hat. Diese beiden Momente finden auch im Bau der Leitbündelenden ihren Ausdruck, welcher sich einestheils immer mehr vereinfacht, anderntheils gewisse Eigenthümlichkeiten zeigt, die nur an den Bündelenden zu beobachten sind.

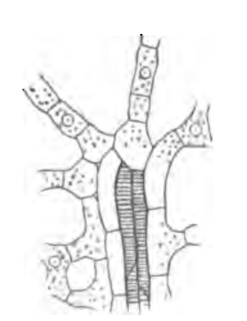


Fig. 132. Gefässbündelende im Laubblatt von Ficus elastica.

Der Hadromtheil des Gefässbündelendes besteht in der Regel blos aus einer oder wenigen Reihen von Tracheiden, deren Wandungen spiralig oder netzfaserig (mit engen Quermaschen) verdickt sind. Diese zarten Wasseradern werden von den die Kohlehydrate leitenden Parenchymscheiden umhüllt, welche über den meist etwas erweiterten Enden der Tracheidenreihen haubenartig zusammenschliessen (Fig. 132). Ausnahmsweise können die Tracheidenenden auch frei in die Intercellularräume hineinragen. Dies kommt z. B. sehr häufig bei den dickblätterigen Euphorbien vor (Euph. biglandulosa, Myrsinites), wo die in das Durchlüftungssystem des Blattes hineinragenden Tracheiden oft blasig oder kugelig erweiterte Enden besitzen. Bei manchen Pflanzen sind die Endtracheiden besonders weit: die

Endstationen des Wasserleitungssystems werden zu zahlreichen kleinen Wasserreservoiren erweitert, die aber erst im Abschnitt über das Speichersystem eingehender zu besprechen sind. Ebenso können auch die zu Wasserausscheidungsorganen umgewandelten oder in diese hinein sich erstreckenden Gefässbündelenden der Blattzähne zahlreicher Pflanzen erst in einem späteren Abschnitte geschildert werden.

Nur selten begleitet der Leptomtheil des Gefässbündelendes das Hadrom bis zuletzt; gewöhnlich endigt er bereits früher. Bei den Angiospermen nimmt, wie A. Fischer gezeigt hat[15]), die Weite der Siebröhren immer mehr ab, auch werden nur unvollkommene Siebplatten ausgebildet. Die Geleitzellen dagegen behalten ihren früheren Durchmesser, oder vergrössern denselben sogar (Fig. 133, *B C*). Bezüglich der Weite der Siebröhren und Geleitzellen herrscht also in den Gefässbündelenden das umgekehrte Verhältniss, wie in den stärkeren Bündeln des Blattes und Stammes; die Geleitzellen sind weiter als die Siebröhren. In den letzten Zellen des Leptoms unterbleiben gewöhnlich die zur Bildung von Siebröhrengliedern und Geleitzellen führenden Theilungen (Fig. 133, *A*); die betreffenden Elemente besitzen gleich den Geleitzellen einen reichen Plasmainhalt mit relativ grossem Zellkern und werden von A. Fischer mitsammt den weitlumigen Geleitzellen des Bündelendes als Uebergangszellen bezeichnet. Ihre physiologische Bedeutung ist noch unaufgeklärt. Vielleicht dienen sie zur Aufnahme der im Assimilationsgewebe erzeugten Eiweisssubstanzen; von A. Fischer werden sie als die Stätten der Eiweissbereitung im Blatte betrachtet.

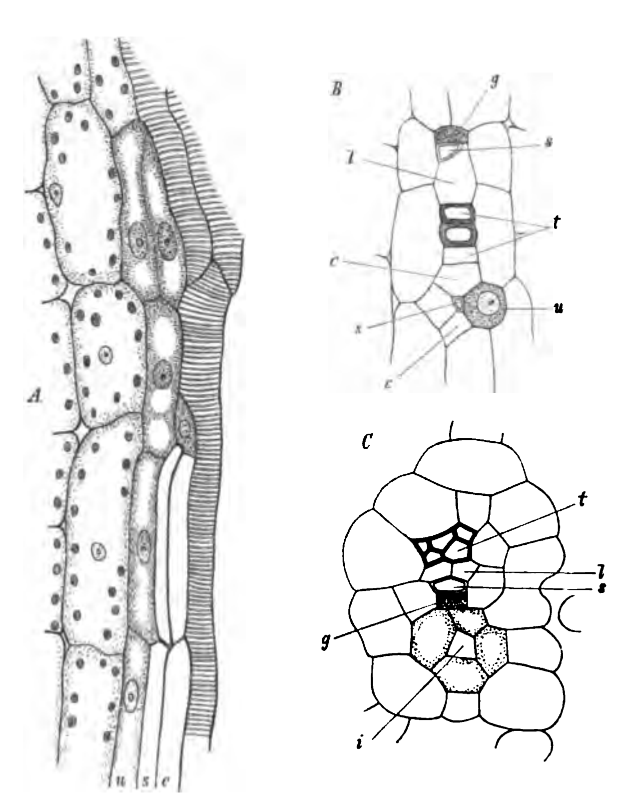


Fig. 133. *A* Längsschnitt durch das Gefässbündelende eines Blattzahnes von Fuchsia globosa, *u* Uebergangszellen, *s* Siebröhre, *c* Cambiformzellen. *B* Querschnitt durch ein bicollaterales Bündelende in der Blattspreite von Ecballium Elaterium, *t* Tracheiden, *l* Leitparenchym, *c* Cambiformzellen, *s* Siebröhre, *g* Geleitzelle, *u* Uebergangszelle (auffallend weite Geleitzelle). *C* Querschnitt durch ein Bündelende in der Blattspreite von Aralia Sieboldii, *t* Tracheiden, *l* Leitparenchym, *s* Siebröhre, *g* Geleit-(Uebergangs-) Zelle, *i* intercellularer Secretgang.

Den Assimilationsorganen der Coniferen und Cycadeen fehlen die feineren Verzweigungen der Gefässbündel. Damit nun das Wasser aus den Hauptadern gleichmässig in das transpirirende Blattgewebe einströmen könne, schliesst sich an den Hadromtheil der Blattbündel beiderseits ein aus wasserleitenden Tracheiden bestehendes Gewebe an, welches von Mohl als Transfusionsgewebe bezeichnet wurde[19]) (Tracheidensäume nach de Bary). Dasselbe springt entweder in Form zweier gerader Flügel in das benachbarte Assimilationsgewebe ein, oder es umfasst den Hadrom- oder den Leptomtheil, bei Picea excelsa und den Kiefern das ganze Bündel. Wie bereits von de Bary gefunden wurde, besteht das Transfusionsgewebe aus parenchymatischen Tracheiden mit Hoftüpfeln, deren Wandungen bei den Cupressineen mit eigenthümlichen, zapfenartigen Fortsätzen versehen sind. Die Tracheidenwände sind überdies häufig spiral- oder netzfaserig verdickt; dies gilt nach Scheit's Beobachtungen namentlich für jene Fälle, wo das Transfusionsgewebe unmittelbar an das Assimilationssystem grenzt. Wenn aber, wie bei den Abietineen und besonders den Pinusarten, das Transfusionsgewebe innerhalb einer derbwandigen Parenchymscheide liegt, so wird die Versteifung des ersteren durch Netzfaserverdickungen überflüssig und die Tracheidenwände sind blos mit einfachen Hoftüpfeln versehen. — Was die quantitative Ausbildung des Transfusionsgewebes betrifft, so ist dieselbe nach den Mittheilungen Scheit's von der durch Standortsverhältnisse bedingten Transpirationsgrösse der Pflanze abhängig. Demnach erscheint z. B. das Transfusionsgewebe bei den einen mässig feuchten, beschatteten Boden liebenden Fichten und Tannen verhältnissmässig schwach entwickelt. Die sonnige Standorte bewohnenden Kiefern dagegen besitzen ein stark entwickeltes Transfusionsgewebe.

Dem Tracheidensaum des Hadromtheiles entspricht nach Strasburger's Beobachtungen ein vom Leptomtheil ausgehender Saum aus weiten, grosskernigen und eiweissreichen Zellen, welche offenbar die Uebergangszellen der Gefässbündelenden der Dicotylen vertreten und wohl auch der gleichen Aufgabe dienen. Strasburger hat diese Uebergangszellen an den Flanken der Blattbündel verschiedener Coniferen (Pinus silvestris, Abies pectinata, Picea excelsa, Juniperus communis, Taxus baccata) und bei Cycas circinalis beobachtet. Sie sind blos an Alkoholmaterial deutlich erkennbar.

D. Die Schutzscheiden oder Endodermen[20]).

In zahlreichen Fällen werden die Gefässbündel — theils einzeln, theils in ihrer Gesammtheit — von dem benachbarten Gewebe durch eine scheidenförmige Zellschicht von verschiedener morphologisch-phylogenetischer Bedeutung abgegrenzt, welche von Caspary als Schutzscheide bezeichnet wurde. In anatomisch-physiologischer Hinsicht sind die Schutzscheiden von den Kohlehydrate leitenden Parenchymscheiden scharf geschieden, wenn auch letztere manchmal als Nebenfunction die Rolle der Schutzscheiden übernehmen und dann auch einzelne histologische Merkmale dieser erkennen lassen. Dies ist nach Schwendener z. B. in den Blättern solcher Gräser der Fall, deren Gefässbündel keine Schutzscheide besitzen. Während die Parenchymscheiden der

Stoffleitung dienen, haben die Schutzscheiden oder Endodermen in erster Linie die Aufgabe, die Stoffleitung in bestimmte Bahnen einzuengen und einen vorzeitigen Austritt der geleiteten Stoffe aus den Gefässbündeln zu verhindern. Ausserdem haben sie den Gefässbündeln sehr häufig auch einen mechanischen Schutz zu gewähren. Diesen beiden physiologischen Aufgaben entsprechen zwei Hauptmerkmale der Schutzscheiden: 1) ihre relative Impermeabilität und 2) ihre mechanische Widerstandsfähigkeit.

Die Zellen der Schutzscheide stehen unter einander stets in lückenlosem Verbande. Gewöhnlich sind sie von gestreckt parenchymatischer Gestalt, seltener ausgesprochene Prosenchymzellen. Ihre Wandungen sind meistens ganz oder theilweise verkorkt und zeigen dann nach Höhnel den Bau von Korkzellwänden. Ausserdem zeichnen sich die Wände der Scheidenzellen sehr häufig durch verschiedenartige Verdickungen aus; namentlich gilt dies für die Monocotylen, während die Scheidenzellen der Farne und der Dicotylen fast ausnahmslos dünnwandig sind.

Die Verkorkung der Wandungen bedingt die geringe Permeabilität der Schutzscheide. Diese letztere, physiologisch so wichtige Eigenschaft ist von Schwendener durch directe Versuche mittelst färbender Lösungen nachgewiesen worden. Sie lässt sich aber auch aus verschiedenen natürlichen Vorkommnissen erschliessen; so stirbt z. B. bei zahlreichen Gramineen- und Cyperaceen-Wurzeln die primäre Rinde verhältnissmässig frühzeitig ab und vertrocknet, wogegen der von der Schutzscheide umhüllte Centralstrang auch späterhin aus vollständig lebensfrischem Gewebe besteht und in normaler Weise weiter fungirt. In den Wurzeln wird die Schutzscheide oft erst spät impermeabel, wenn jeder Stoffverkehr mit der Rinde überflüssig geworden ist; so z. B. bei Gramineen, Cyperaceen, Juncaceen, manchen Palmen und andern Monocotylen. Die Schutzscheide ist dann überall gleichmässig impermeabel. Dagegen zeichnen sich die Schutzscheiden zahlreicher Liliaceen, Orchideen, Dicotylen und Farnkräuter auch im vollkommen ausgebildeten Zustande durch eine streng localisirte Permeabilität aus, welche auch anatomisch nachweisbar ist. Die Scheidenzellen sind hier von zweierlei Art;

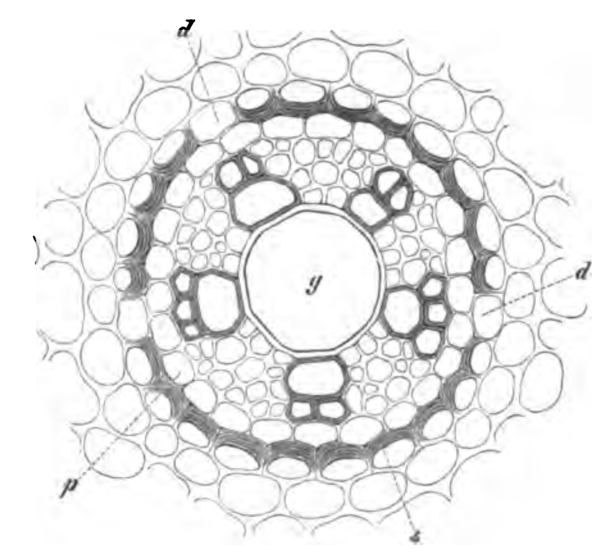


Fig. 134. Radiales Gefässbündel der Wurzel von Allium ascalonicum. *g* centrales grosses Gefäss, von welchem die 5 Hadromplatten ausstrahlen; *p* Pericambium; *s* Schutzscheide; *dd* die den Hadromtheilen opponirten Durchlasszellen.

zwischen den typisch ausgebildeten Elementen liegen solche mit permeablen, unverkorkten Tangentialwänden, und ausserdem zeigen die Wandungen dieser Durchlasszellen keinerlei Verdickungen. Auf dem Wurzelquerschnitte liegen die permeablen Elemente stets in gleichen Radien mit den Gefässplatten, den primordialen Gefässen gegenüber (Fig. 134); in der Flächenansicht erscheinen sie bald vereinzelt, bald zu Längsreihen vereinigt. Dass es sich hier thatsächlich um Durchgangsstellen handelt, wurde von Schwendener gleichfalls auf experimentellem Wege dargethan; auf Grund seiner Versuche erklärt er auch die physiologische Bedeutung der Durchgangsstellen und ihre topographische Abhängigkeit von den Gefässen. Bei dem Umstande, dass die letzteren als wasserführende Röhren fungiren, dienen die Durchgangsstellen zweifellos dazu, »die Verbindung zwischen dieser Wasserleitung und der lebensfrischen Rinde auf dem nächsten Wege herzustellen; es sind das gleichsam die offenen Seitenschleusen eines ausgedehnten Berieselungssystems, als dessen Hauptadern die grossen Gefässe fungiren«.

Auch in den Blatt- und Stammorganen entspricht die Vertheilung der Durchgänge dem eben genannten Principe. Eine gewisse Abweichung macht sich aber in den Laubblättern verschiedener Orchideen und Bromeliaceen bemerkbar. Hier liegen die Durchgangsstellen nicht auf der Innenseite der collateralen Gefässbündel, unmittelbar vor den primordialen Ring- und Spiralgefässen, sondern auf beiden Seiten des Bündels zwischen Leptom und Hadrom, ja meistens sogar gegen ersteres etwas verschoben. Dies deutet, wie Schwendener bemerkt, offenbar darauf hin, dass jene Verkehrswege auch zum Leptom in Beziehung treten.

Die relative Impermeabilität jener Schutzscheiden, bei welchen ausser den radialen auch die Tangentialwände verkorkt sind, erscheint durch dieses histologische Merkmal genügend verständlich. Anders verhält sich aber die Sache, wenn sämmtliche Scheidenzellen mit unverkorkten Tangentialwänden versehen sind und die Verkorkung sich blos auf schmale Längsstreifen der Radialwände beschränkt. Bevor wir auf die physiologische Bedeutung dieser Schutzscheiden, beziehungsweise ihrer verkorkten Radialwände eingehen, ist noch auf eine schon seit Caspary bekannte Eigenthümlichkeit ihrer verkorkten Wandungsstreifen hinzuweisen. Dieselben erscheinen nämlich bei mikroskopischer Untersuchung gewellt, und auf dem Querschnitte bewirkt diese Wellung das Auftreten dunkler Schatten an den verkorkten Wandungsstellen; diese Erscheinung ist unter dem Namen des »Caspary'schen dunklen Striches oder Punktes« längst bekannt (Fig. 135). Nach der Auffassung Schwendener's liegt aber hier nicht ein anatomisches Merkmal der Scheide, sondern nur eine charakteristische Eigenthümlichkeit des mikroskopischen Bildes vor. Die Scheidenzellen sind nämlich in Folge des eigenen oder des Turgors der Nachbarzellen elastisch gespannt. Lässt dann in Folge der Präparation der Turgor und mit ihm die Zugspannung nach, so verkürzen sich die chemisch unveränderten Cellulosewände weit mehr, als die verkorkten Wandungsstreifen, welche weniger dehnsam und deshalb auch weniger contractionsfähig sind. Die verkorkten Streifen müssen sich demnach nothwendig in Falten werfen. Van Wisselingh stimmt dieser Erklärung für manche Fälle zu, doch ist er der Ansicht, dass bei verschiedenen Pflanzen die Wellung eine von der Präparationsweise unabhängige, auch im intacten Organ vorhandene Erscheinung ist. Sie würde in

diesen Fällen auf gesteigertem Flächenwachsthum der verkorkenden Wandpartien beruhen.

Hinsichtlich der functionellen Bedeutung dieses verkorkten Wandungsstreifens sind die Ansichten noch getheilt. Nach Schwendener kommt dem von ihnen gebildeten hohlcylindrischen Netzwerk blos eine mechanische Bedeutung zu; die Scheide wirkt ähnlich wie das schützende Netzwerk eines Luftballons. Nach Strasburger's Auffassung haben die cutinisirten Streifen der Radialwände nur insofern eine mechanische Bedeutung, als sie die Festigkeit des seitlichen Zusammenhanges der Scheidenzellen erhöhen und bei tangentialer Dehnung der Scheide verhindern, dass die Zellen an irgend einem Punkte aus-einander treten und einen radialen Intercellulargang zwischen sich bilden. Auf diese Weise bleibt das Durchlüftungssystem der Rinde von dem der Gefässbündel dauernd abgeschlossen, wodurch das Zustandekommen eines hohen negativen Luftdruckes in den Wasserleitungsröhren ermöglicht wird. Auf die Bedeutung der Schutzscheide als Druckgrenze zwischen der Rinde und dem Centralcylinder der Wurzeln hat übrigens schon früher de Vries hingewiesen, der auch gezeigt hat, dass, wenn man in den Centralcylinder einer abgeschnittenen Wurzelspitze Wasser unter hohem Druck einpresst, aus dem in der Nähe der Spitze angeschnittenen Rindenparenchym so lange kein Wasser ausfliesst, als die Schutzscheide unversehrt bleibt. Die lebenden Protoplasten der Scheide lassen kein Wasser durch, da der in ihnen herrschende Turgordruck um vieles höher ist, als der in Gefässen und Tracheiden herrschende Blutungsdruck; und im Zellwandnetz der Scheide verhindert das Rahmenwerk der verkorkten Wandungsstreifen an den radialen Wänden den Wasserdurchtritt. Dasselbe gilt natürlich auch für die im Wasser gelösten Stoffe, die im Gefässbündel geleitet werden, und denen nöthigenfalls die Hautschicht der Scheidenprotoplasten und dazwischen die verkorkten Wandungsstreifen den Austritt verwehren. So kann also auch eine Schutzscheide mit nur partiell verkorkten Zellwänden auf die in den Gefässbündeln geleiteten Stoffe von eindämmender Wirkung sein.

Durch die blosse Verkorkung der Wandungen erfährt die mechanische Widerstandsfähigkeit der Schutzscheide natürlich noch keine beträchtliche Steigerung. Hierzu sind ausgiebige Wandverdickungen nothwendig, wie sie namentlich bei den Monocotylen sehr schön zu beobachten sind. Wenn sich die Scheidenzellwände ringsum gleichmässig verdicken, so pflegt man mit Russow von O-Scheiden zu sprechen; wenn sich die Verdickung blos auf die Radial- und Innenwände beschränkt, so liegt eine C-Scheide vor. Uebrigens ist hervorzuheben, dass sich bezüglich der Verdickungsweise selbst Arten derselben Gattung (Carex, Smilax, Ruscus, Potamogeton) ungleich verhalten können; in mechanischer Hinsicht sind eben derlei Verschiedenheiten der Construction ziemlich gleichwerthig.

Die Schutzscheiden erfahren überdies noch sehr häufig eine mechanische Verstärkung durch Wandverdickung im Nachbargewebe. Bei den Farnen sind es sogar ausschliesslich die angrenzenden Rindenzellwände, welche verdickt werden; die Scheidenzellwände selbst bleiben dünnwandig. In dem der Schutzscheide benachbarten Rindengewebe der Wurzeln treten bei Taxus, den Cupressineen, Viburnum, einigen Pomaceen etc. Verdickungsleisten auf, welche zusammen ein dichtes Fasernetz bilden und hinsichtlich ihrer Wirksamkeit den oben erwähnten verkorkten Wandungsnetzen zur Seite gestellt werden können.

Mit Rücksicht auf die Querschnittsform der verdickten Wände bezeichnet Russow diese Verstärkungsscheiden als Φ-Scheiden. In den Wurzeln der Laurineen findet blos eine locale Verstärkung der Scheide durch Bastbelege über den Leptomsträngen statt; auch die Schutzscheide selbst erfährt über dem zarten Leptom nicht selten eine deutliche Verdickung, indem sich die betreffenden Scheidenzellen in radialer Richtung etwas strecken (Luftwurzeln der Orchideen, Irideen).

So gewiss nun alle diese Verstärkungseinrichtungen die mechanische Widerstandsfähigkeit der Scheide erhöhen müssen, so schwer fällt es andererseits, eine vollkommen klare Vorstellung von der mechanischen Inanspruchnahme der Schutzscheide zu gewinnen. Als sicher ist aber anzunehmen, dass hier in erster Linie die zwischen dem Grundparenchym und den Gefässbündeln bestehende Gewebespannung in Betracht kommt. Die hieraus resultirenden Zug- und Druckspannungen werden — soweit es sich um die schutzbedürftigen Gefässbündel und namentlich um die Leptomstränge handelt — durch die entsprechend gebauten Schutzscheiden unschädlich gemacht. »Junge Iriswurzeln zeigen z. B. nur eine sehr schwache Gewebespannung und besitzen demgemäss eine unverdickte Scheide; in älteren Wurzeln dagegen erreicht die Spannung ein viel höheres Maass, dann sind aber auch die Scheiden stark verdickt.«

»Hieraus erklären sich, sagt Schwendener, zugleich die Beziehungen zu Klima und Standort. Es ist eine ausnahmslose Regel, dass die Wurzeln der Felsen- und Steppenpflanzen, soweit sie hier in Betracht kommen, verstärkte Scheiden besitzen. Namentlich kommen bei Gewächsen der wärmeren Zonen (Dasylirion, Restio etc.), ebenso bei einigen auf Kalkfelsen, an Mauern u. dergl. vegetirenden Farnkräutern unserer Gegend ganz aussergewöhnliche Membranverdickungen vor. Offenbar ist es hier der periodische Wechsel zwischen reichlichem Wasserzufluss und anhaltender Trockenheit, welcher solche Anpassungen hervorgerufen hat. Aehnliche Verstärkungen finden sich aber auch bei manchen hydrophilen Gewächsen, deren Standorte zeitweise austrocknen, so z. B. bei Iris sibirica und Pseudacorus, Narthecium ossifragum, Tofieldia calyculata, Juncus glaucus und Jaquinii etc. Man begreift, dass hier ungefähr gleich starke Aenderungen in der Turgescenz der Gewebe eintreten, wie bei Felsen- und Steppengewächsen.«

»Wo dagegen der Standort constant weich und feucht bleibt, wie z. B. in tiefen Mooren, in Altwassern, Seen u. dergl., da sind die Scheiden der Wurzeln ohne mechanische Verstärkungen aus Cellulose. So z. B. bei Najas, Potamogeton, Sparganium natans, Sagittaria sagittaefolia, Alisma natans, Calla palustris etc. Bei fluthenden Wassergewächsen ist damit natürlich nicht ausgeschlossen, dass der Stamm unter Umständen, im Gegensatz zur Wurzel, Verstärkungen aufweist.«

Von welchen Umständen schliesslich das Auftreten oder Fehlen von Schutzscheiden abhängt, ferner die Ausbildung von »Einzelendodermen« um einzelne Gefässbündel herum, oder von »Gesammtendodermen« um den ganzen Centralcylinder — ist noch nicht näher untersucht. Von Schwendener wurde gezeigt, dass die Blattbündel der Gräser in einzelnen Familien Schutzscheiden besitzen, in anderen nicht, und dass für das Fehlen oder Vorhandensein der Scheiden Klima und Standort nicht verantwortlich gemacht werden können. So besitzen z. B. die Blattbündel der Festucaceen durchgehends Endodermen, die

Feuchtigkeit liebenden Glyceria-Arten sowohl, wie die trockene Standorte bevorzugenden Festuca-Arten. Man wird daher den Grund für das Auftreten oder Fehlen von Endodermen in den Blättern der Gräser nicht in den biologischen Verhältnissen suchen müssen, sondern auf rein physiologischem Gebiete, in specifischen Besonderheiten der Stoffleitungsvorgänge, vielleicht in noch unaufgeklärten Gewebecorrelationen, die in den einzelnen Familien verschieden sind. Auch die Erklärung des Auftretens von Einzel- oder Gesammtendodermen setzt eine eingehende Kenntniss aller einschlägigen Verhältnisse, der physiologischen sowohl wie der phylogenetischen, voraus. Warum z. B. der Stengel von Ranunculus aconitifolius, parnassifolius, amplexicaulis eine Gesammtendodermis besitzt, während R. Lingua und flammula, welche zur selben Section gehören, mit Einzelendodermen versehen sind, ist vorläufig noch gänzlich unbekannt.

IV. Die Anordnung und der Verlauf der Gefässbündel[21]).

Das System der stoffleitenden Stränge durchzieht sämmtliche Wurzel-, Stamm- und Blattorgane der Pflanze und kann sich sogar in Anhangsgebilde der Epidermis hinein erstrecken, wenn in denselben die Stoffleitung aus besonderen Gründen eine sehr lebhafte ist; als solche Anhangsgebilde werden wir in einem späteren Abschnitte die Digestionsdrüsen von Drosera rotundifolia kennen lernen. Andererseits kann bei verminderter Stoffleitung in extremen Fällen die Ausbildung von Gefässbündeln ganz unterbleiben, wie z. B. in dem schwimmenden Laube der Wolffien und noch einiger anderer Pflänzchen aus der Familie der Lemnaceen. Man sieht hieraus, dass auch für die Ausbildung des Leitungssystems vor allem das physiologische Bedürfniss maassgebend ist.

In der Anordnung der Gefässbündel tritt eine überaus grosse Mannigfaltigkeit zu Tage, welche hinter der so wechselnden Anordnung der mechanischen Stränge kaum zurücksteht. Freilich fällt es bei der Erklärung der Gefässbündelvertheilung viel schwerer, in jedem einzelnen Falle das maassgebende physiologische Princip anzugeben; das Gefässbündel ist eben eine Vereinigung von sehr verschiedenartigen Gewebeformen und ein bestimmter Bündelverlauf, welcher für das eiweissleitende Leptom am vortheilhaftesten ist, muss nicht zugleich die rationellste Anordnung bezüglich der wasserleitenden Gefässe vorstellen. Dazu kommt, dass die Bündelvertheilung nicht immer blos von ernährungsphysiologischen Principien beherrscht wird. Auch das mechanische Princip greift hier oftmals in entscheidender Weise ein, sei es, dass zarte Bündel den Anschluss an schützende Skeletstränge suchen, oder dass starke, derbe Bündel selbst eine mechanische Rolle übernehmen. Ferner ist auch die äussere Gliederung der Pflanze ein bedeutsames Moment für die Anordnung des Leitungssystems: der Gefässbündelverlauf im beblätterten Stamme ist der Regel nach von der Blattstellung abhängig, von welcher andrerseits die Anordnung des Stereoms in viel geringerem Grade beeinflusst wird. Es spielen hier mit einem Wort die Correlationen zwischen den einzelnen Organen und Geweben eine sehr durchgreifende Rolle.

A. Der Bündelverlauf im beblätterten Stamm.

Die Gefässbündel folgen in ihrem Verlaufe im Allgemeinen der Längsachse des Stengels, und halten mit derselben entweder die parallele Richtung ein, oder verlaufen in radial- oder tangential-schiefen Curven. Gegen oben und unten zu können sich die Bündel verschieden verhalten. Sie können oben aus dem Stengel in ein Blatt ausbiegen und heissen dann gemeinsame Stränge, deren im Stamme verlaufende Schenkel als Blattspurstränge bezeichnet werden. Die Gefässbündel können aber auch stets im Stamme bleiben und mit demselben fortwachsen; dies sind die stammeigenen Stränge, an welche sich häufig Blattbündel seitlich ansetzen. Gegen unten zu kann das Bündel isolirt bleiben oder sich an ein anderes anlegen und mit diesem zu einem verschmelzen, wonach man zwischen getrennt- oder vereintläufigen Strängen unterscheidet. — Aus einem einzelnen Blatte tritt entweder blos ein Blattspurstrang in den Stengel oder deren mehrere. Ist letzteres der Fall, so verschränken sich die einzelnen Stränge oftmals mit den Strängen anderer Blattspuren und durch die Spaltung des einzelnen Spurstranges in zwei bis mehrere Schenkel complicirt sich der Bündelverlauf manchmal in hohem Grade.

Nach diesen allgemein orientirenden Bemerkungen sollen nun die hauptsächlichsten Typen des Gefässbündelverlaufes geschildert werden.

1. Der einfachste und primärste Typus weist einen axilen Strang auf, von dem aus einzelne Bündel abzweigen und in die Blätter eintreten. Dieser axile Strang ist entweder stammeigen oder er baut sich aus den axilen Schenkeln der successiven Blattspurstränge auf und bildet so ein Sympodium.

In den Stämmchen der Polytrichaceen, der Keimpflänzchen der Farne, in den Stengeln von Hymenophyllum-, Gleichenia- und Lygodium-Arten, ferner bei verschiedenen Selaginellen entspricht der axile Strang dem primären Centralcylinder. Bei den Polytrichaceen verlaufen die Blattspurstränge in Stämmchen radial schief abwärts und treten schliesslich an das concentrisch gebaute Stammleitbündel heran. Ihre siebröhrenartigen und leitparenchymatischen Elemente verlieren sich im Leptommantel, die wasserleitenden Tracheiden dagegen dringen in denselben ein, durchziehen ihn in radialschiefer Richtung und schliessen sich endlich den wasserleitenden Zellen des Hadromcylinders an. Bei anderen Laubmoosen mit blos einfachem Centralstrange vereinigen sich die Blattspurstränge entweder gleichfalls mit dem Centralstrange (Splachnum-Arten, Voitia nivalis), oder sie erreichen denselben nicht und enden blind in der parenchymatischen Rinde des Stämmchens (Mnium-Arten). In diesen Fällen kann also der Centralstrang den Blattspuren das Wasser nur durch Vermittelung des angrenzenden lebenden Rindengewebes zuführen. Die Unvollkommenheit des Leitungssystems, welche sich hierin ausspricht, ist namentlich deshalb von Interesse, weil sie zeigt, dass Stamm- und Blattbündel keine phylogenetische Einheit zu bilden brauchen, dass die Continuität des Gefässbündelsystems der höheren Pflanzen phylogenetisch sehr wohl aus der nachträglichen Vereinigung von ursprünglich getrennten Blattspursträngen und stammeigenen Bündeln hervorgegangen sein kann.

Bei den Lycopodien und einer Anzahl von phanerogamen Wasserpflanzen,



wie Bulliardia aquatica, Potamogeton, Hippuris, Myriophyllum, Ceratophyllum, Najas, Elodea canadensis u. a., ist der axile Strang sehr wahrscheinlich aus der Verschmelzung von mehreren Gefässbündeln entstanden, bei den Lycopodien aus der Vereinigung mehrerer Theilcylinder, bei den genannten Wasserpflanzen aus der Wiederverschmelzung der einzelnen Gefässbündel des zerklüfteten Centralcylinders. In den Stamminternodien verschiedener Potamogeton-Arten lassen sich die verschiedenen Stadien dieser Verschmelzung deutlich unterscheiden. Bei Potamogeton natans und perfoliatus sind die einzelnen Gefässbündel, welche den axilen Strang zusammensetzen, noch deutlich als solche zu erkennen; sie sind einander dicht genähert und werden blos durch wenige Parenchymzelllagen, den Rest des Markes und der primären Markstrahlen, von einander getrennt. In diesem Parenchymgewebe verlaufen kleine Bastbündel. In höherem Grade verschmolzen sind die Gefässbündel in den Internodien von Potamogeton lucens und gramineus und bei P. pectinatus und pusillus lässt der axile Strang, der aus einem centralen, die Stelle der Wasserleitungsröhren einnehmenden Intercellulargange und einem diesen umgebenden breiten Leptomringe besteht, seine Entstehung aus mehreren miteinander verschmolzenen Bündeln überhaupt nicht mehr erkennen. Dasselbe gilt für den im wesentlichen gleich gebauten axilen Strang von Zanichellia, Elodea, Hydrilla, Ceratophyllum, Najas (Fig. 135) u. a. Auf die Rückbildung des Wasserleitungssystems in diesen Strängen ist schon bei früherer Gelegenheit (p. 280) aufmerksam gemacht worden.

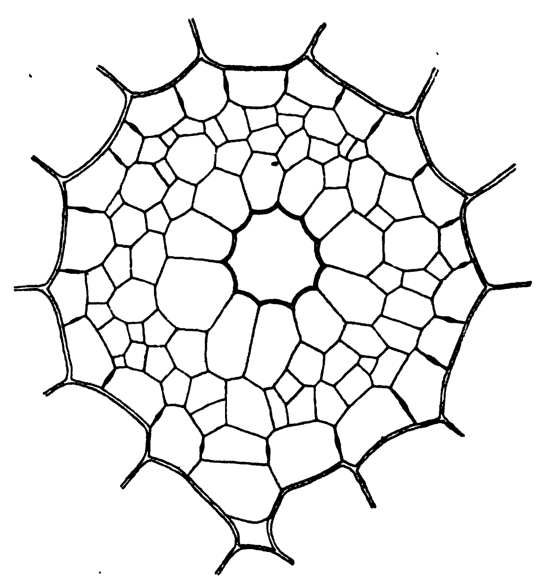


Fig. 135. Querschnitt durch das Gefässbündel des Stengels von Najas major. In der Mitte ein Intercellulargang umgeben von einem Kranze von Leitparenchymzellen. Dann folgt der Leptomring und zu äusserst die Endodermis.

Dass gerade bei verschiedenen Wasserpflanzen eine Rückkehr zu dem einfachsten Typus der Gefässbündelvertheilung stattgefunden hat, erklärt sich nach Schwendener aus dem mechanischen Principe. Die Stengel der genannten Wasserpflanzen sind theils ihres beträchtlichen Luftgehaltes halber einem continuirlichen Zuge nach oben ausgesetzt, theils werden sie von der Strömung des Wassers auf Zugfestigkeit beansprucht. In stehenden oder langsam fliessenden Gewässern, den gewöhnlichen Aufenthaltsorten jener Pflanzen, ist natürlich die mechanische Inanspruchnahme keine grosse und die erforderliche Zugfestigkeit wird in genügender Weise durch die axile Anordnung der Gefäss-

bündelelemente hergestellt. Dieselben können um so leichter eine solche Lage annehmen, als ja das parenchymatische Rindengewebe gegen Austrocknung durch Wasserzufuhr seitens des Leitungssystems nicht geschützt zu werden braucht.

2. Den Uebergang vom axilen Strange zu complicirteren Typen des Bündelverlaufes repräsentirt der bei zahlreichen Farnen vorkommende Typus des einfachen Bündelrohres. Der anfänglich axile Strang erweitert sich mit der Erstarkung des Stammes zu einer Röhre, welche ein parenchymatisches Markgewebe umschliesst und von ebensolchem Rindengewebe umhüllt wird. Eine vollständige Isolirung des Markgewebes wird aber dabei vermieden, weil dasselbe theils als Leitparenchym, theils als Speichergewebe zu fungiren hat. Damit nun das Leitparenchym der Blattstiele mit ihm in Verbindung treten könne, findet sich im Bündelrohre unter jeder Blattbasis eine bald grössere bald kleinere Lücke oder Spalte vor, die sogenannte Blattlücke. Das Bündelrohr erhält so bei dichtgedrängter Blattstellung und geringer Streckung des Stammes das Aussehen eines hohlcylindrischen Netzes. Von den Rändern der einzelnen Maschen, beziehungsweise Blattlücken, zweigen sich die schief aufwärts steigenden Blattbündel ab (Fig. 136).

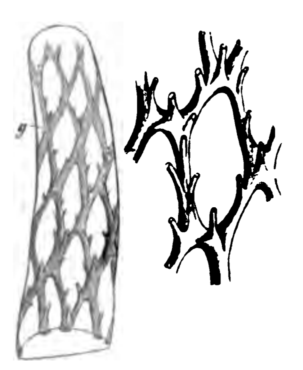


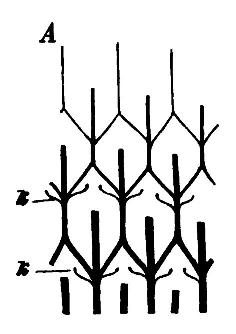
Fig. 136. Netzförmiges Bündelrohr eines Stammendes von Aspidium Filix mas; rechts eine Masche dieses Netzes vergrössert, mit den Ansätzen der Blattbündel; nach Sachs. (Sachs, Lehrbuch.)

In phylogenetischer Hinsicht mag hier nochmals bemerkt werden, dass die das Netzwerk des Bündelrohres der Farne bildenden Gefässbündel nicht aus der Zerklüftung eines einzigen Centralcylinders hervorgegangen sind, sondern dass sie Verzweigungen desselben, Theilcylinder, Schizostelen vorstellen. Daher ist auch das »Mark« im Innern des Bündelrohres dem Marke eines Dicotylenstammes blos analog, nicht aber homolog. Gleiche physiologische Bedürfnisse sind es wohl gewesen, welche bei Dicotylen und Farnen einerseits die Annäherung des Gefässbündelgewebes an die Peripherie des Stammes und andererseits die Ausbildung eines Markgewebes verlangt haben. Die Art und Weise aber, wie diesem Bedürfnisse Rechnung getragen wurde, war in rein morphologischer Hinsicht bei Dicotylen (sammt den Gymnospermen und Equiseten) und den meisten Farnen eine sehr verschiedene.

Bei manchen Farnen kommen Abweichungen von der geschilderten typischen Anordnung des Leitungssystems vor, welche auf das Vorhandensein mehrerer concentrischer Bündelringe (Pteris-Arten, Marattiaceen etc.) oder auf das Vorkommen von kleinen mark- und rindenständigen Bündeln neben dem einfachen Bündelrohre (bei den Cyatheaceen) zurückzuführen sind. Wenn es auch wahrscheinlich ist, dass gesteigerte Ansprüche an das Stoffleitungsvermögen das ursächliche Moment solcher Complicationen bilden, so fehlt es doch noch an genaueren Untersuchungen zur eingehenden Begründung dieser Annahme.

3. Wir gehen nun zu einem dritten, sehr allgemein verbreiteten Typus des

Gefässbündelverlaufes über, welchen man kurz als den **Dicotylen-Typus** bezeichnen kann. Derselbe gilt für die grosse Mehrzahl der Dicotylen, für die Coniferen, Gnetaceen und einzelne Monocotylen (Dioscoreen) und Gefässkryptogamen (Equiseten und Osmundaceen). Dieser Typus charakterisirt sich durch drei Hauptmerkmale: 1) sind alle primären Bündel **gemeinsame** Stränge, welche bogig in den Stamm eintreten und in demselben durch ein oder mehrere Internodien abwärts laufen; 2) ihre Entfernung von der Achse des Stammes bleibt dabei annähernd dieselbe; 3) legen sich die Blattspuren entweder ungetheilt oder nach vorausgegangener Spaltung an die tiefer austretenden Stränge seitlich an und verschmelzen mit ihnen, so dass eine einseitig-sympodiale oder eine netzförmige Verbindung der Blattspuren zu Stande kommt. — In Folge dieses Bündelverlaufes ordnen sich die einzelnen Stränge auf dem Stammquerschnitte zu einem **Ringe** an, welcher vom **Marke** ausgefüllt, und von der **Aussenrinde** umschlossen wird. Mark und Rinde werden von den radial verlaufenden, die einzelnen Gefässbündel von einander trennenden **primären Markstrahlen** in Verbindung gesetzt. Doch ist es nicht überflüssig, zu betonen, dass von »Markstrahlen« im anatomisch-physiologischen Sinne nur dann gesprochen werden kann, wenn deren Gewebe wirklich eine histologische Continuität zwischen Mark und Rinde herstellt. Sobald aber die Gefässbündel in einen ununterbrochenen Bastring eingebettet sind, dürfen die zwischen den Bündeln gelegenen Baststreifen natürlich nicht als »Markstrahlen« bezeichnet werden, denn das mechanische Gewebe trennt die Rinde vom Mark genau so scharf, wie die Gefässbündel selbst.



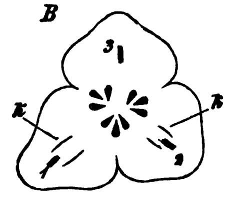


Fig. 137. *A* Schema des Bündelverlaufes in dem Zweige von Juniperus nana; *k* die in die Axillarknospen eintretenden Bündel. *B* Querschnitt eines jungen Sprosses; *1*, *2*, *3* die in einen Blattwirtel eintretenden Bündel. Nach Geyler. (de Bary, Vergl. Anat.)

Es möge nun die Besprechung einiger Beispiele folgen.

Die nebenstehende Fig. 137 *A* ist eine schematische Darstellung des Gefässbündelverlaufes in einem jungen Zweige von Juniperus nana. Zum Verständnisse dieser Abbildung ist vorerst die Bemerkung nöthig, dass man es bei der bildlichen Darstellung des Gefässbündelverlaufes gewöhnlich vorzieht, anstatt schwer construirbarer und schwer verständlicher perspectivischer Zeichnungen, den hohlen Bündelcylinder der Länge nach aufgeschlitzt und in die Verticalebene ausgebreitet darzustellen. — Die Blätter von Juniperus nana bilden dreigliedrige, mit einander abwechselnde (alternirende) Quirle, deren einzelne Glieder etwas spiralig verschoben sind. Aus jedem Blatte biegt ein Gefässbündel in den Zweig, und steigt als »einsträngige Blattspur« etwa bis zur Mitte des nächst unteren Internodiums herab. Hier theilt es sich in zwei Schenkel, von welchen sich je einer rechts und links an die benachbarten Blattspuren desselben Internodiums anlegt. Auf dem Querschnitte des Zweiges erscheinen demnach je nach der Höhe des Schnittes entweder 6 oder 9 Gefässbündel. Ersteres ist der Fall, wenn

der Schnitt die noch ungetheilten, letzteres wenn er die bereits gegabelten Blattspuren getroffen hat. In jede Achselknospe treten zwei kleine Bündel ein, von welchen sich je eines rechts und links an einen Gabelast der im zweitoberen Internodium austretenden Blattspuren anlegt.

Wenn wir nun die Frage aufwerfen, ob diese so überaus regelmässige, netzartige Anordnung der Blattspuren zugleich auch **zweckmässig** ist, so muss die Antwort hierauf entschieden bejahend lauten. Verfolgen wir eines der oberen Gefässbündel des Schemas, welches das entsprechende Blatt mit Wasser und Nährsalzen versorgt und einen Theil der vom Blatte producirten Baustoffe aus demselben ableitet, in seinem Verlaufe nach abwärts, so sehen wir, dass im drittunteren Internodium von den 6 Blattspuren jedes zweite Bündel, also zusammen 3, mit dem Strange, von welchem wir ausgingen, in indirecter Verbindung steht. Dasselbe gilt natürlich auch für jeden anderen Blattspurstrang. Die Folge davon ist, dass die Versorgung jedes einzelnen Blattes mit Wasser und Nährstoffen in gleichmässig gesicherter Weise vor sich geht, dass sich die Folgen von Ungleichheiten in der Ausbildung der Gefässbündel gleichmässig auf eine grössere Anzahl von Blättern vertheilen und so weniger störend wirken; dass ferner die von den Blättern producirten Baustoffe, sofern sie in den Gefässbündeln auswandern, im Zweige alsbald eine gleichmässige Vertheilung erfahren, wodurch wieder etwaige Ungleichheiten der Blattfunction paralysirt werden. Nicht unwichtig ist es endlich, dass die Ansatzweise der in eine Achselknospe eintretenden Bündel die erstere in ihrer Ernährung von dem betreffenden Tragblatte wenigstens theilweise unabhängig macht, indem der Knospe auch von den Blättern der nächstoberen Quirle Baustoffe zugeführt werden. —

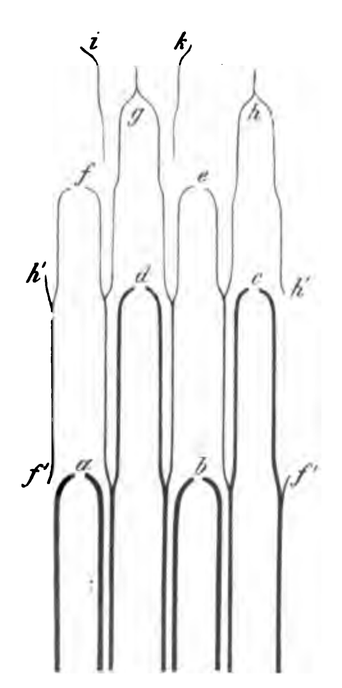


Fig. 138. Schema des Strangverlaufes im Sprossende von Stachys angustifolia; *ab*, *dc*, *fe*, *gh*, *ik* die Blattspuren der successiven Blattpaare; zu oberst ist nur je ein Spurstrang sichtbar. Nach Nägeli. (de Bary, Vergl. Anat.)

Es möge jetzt noch ein zweites Beispiel geschildert werden. Fig. 138 ist das Schema des Strangverlaufs im Stengel von Stachys angustifolia (nach **Nägeli**). Die Blätter sind in decussirter Stellung inserirt, d. h. sie bilden zweigliedrige Quirle, deren Medianebenen abwechselnd senkrecht aufeinander stehen. Den Blattstiel durchzieht blos **ein** Strang, der sich im Stengel sofort spaltet; die beiden Blattspurstränge weichen alsbald auseinander und laufen durch zwei Internodien bis zum zweitunteren Knoten hinab, wo sie dann mit den Strängen der nächstunteren Blattspur verschmelzen. Der Querschnitt durch das Sprossende zeigt demnach vier in den Kanten des Stengels paarweise verlaufende Gefässbündel. Verfolgen wir ein stärkeres Bündel nach aufwärts, so finden wir, dass die von ihm abzweigenden Stränge in **zwei**

Blattreiben einbiegen, und stellen wir uns die Leitung an irgend einem Punkte unterbrochen oder gehindert vor, so leuchtet sofort ein, dass die nachtheiligen Folgen hiervon nicht blos ein Blatt oder eine Blattreihe zu tragen hat, sondern dass sich dieselben auf die Blätter von zwei Reihen gleichmässig vertheilen.

Den soeben geschilderten einfachen Beispielen liessen sich zahlreiche complicirtere Fälle anreihen, wie sie namentlich von Nägeli u. A. klargelegt wurden. Die unbeschadet der Regelmässigkeit des Bündelverlaufes sehr weitgehenden Complicationen beruhen hauptsächlich auf dem Vorhandensein mehrsträngiger Blattspuren, welche sich in der verschiedensten Weise verschränken können. Alle diese Einzelfälle beherrscht aber zweifellos als oberstes Anordnungsprincip die möglichst gleichmässige und gesicherte Versorgung aller Pflanzentheile mit jenen Nähr- und Baustoffen, welche die betreffenden Organe für ihr Wachsthum und ihre Function benöthigen. Es wird so, um es zu wiederholen, jene häufige Ungleichheit der äusseren Ernährungs-Bedingungen unwirksam gemacht, welche an sich einen ungleichmässigen Aufbau, eine gestörte Architektonik der Pflanzenform bedingen könnte. Um diesen Satz noch einleuchtender zu machen, wollen wir uns vorstellen, dass in einem mit zahlreichen Laubblättern und Achselknospen versehenen Stengel aus jedem Blatte blos ein Gefässbündel einbiege und in demselben senkrecht abwärts laufe, ohne mit den benachbarten Blattspuren in irgend eine Verbindung zu treten. Ein derartiger Bündelverlauf würde gewissermaassen den vollen Gegensatz zum ersten Typus (mit axilem Strange) vorstellen. Wird nun ein solcher Stengel an irgend einer Seite beschädigt und die Leitung des Wassers und der Nährsalze unterbrochen, so müssen alle auf dieser Seite gelegenen Blätter und Achselsprosse austrocknen und zu Grunde gehen; die ganze Pflanze würde eine solche Beschädigung nicht lange überdauern. Bei dem thatsächlich gegebenen Bündelverlaufe aber reagirt der pflanzliche Organismus gegenüber allen äusseren Einflüssen, welche die Stoffleitung modificiren, in viel höherem Grade als einheitliches Individuum und ist dadurch auch leichter im Stande, alle Ungleichheiten und selbst Störungen der Stoffleitung ohne wesentlichen Schaden zu überdauern.

Neben dem normalen Dicotylen-Typus treten zahlreiche Abweichungen von demselben auf, welche auf verschiedene Weise zu Stande kommen. Sehr häufig sind z. B. markständige Gefässbündel, welche entweder tief in den Stamm eindringende Blattspuren oder stammeigene Bündel sein können. Ersteres ist bei den meisten Cucurbitaceen, den Piperaceen, bei Papaver-, Thalictrum- und Actaea-Arten u. a. der Fall; letzteres bei verschiedenen Begonien, Orobanchen, Melastomaceen, einigen Umbelliferen, Aralien u. a. Verhältnissmässig seltener ist das Vorkommen von rindenständigen Bündeln ausserhalb des typischen Bündelkreises. Dieselben sind entweder blos Ausbiegungen oder Auszweigungen von Blattspursträngen, so bei Lathyrus Aphaca und Pseudaphaca, den Casuarinen, manchen Begonien, Salicornia und bei Cacteen, oder selbständige Blattspurstränge, welche ein eigenes Rindenbündelsystem bilden, wie bei den Calycantheen und vielen Melastomaceen. Die rindenständigen Bündel verschiedener Centaurea-Arten dagegen sind nach Heinricher wahrscheinlich stammeigene Stränge. Alle diese »Anomalien« des Bündelverlaufes bilden für die anatomisch-physiologische Forschung ein sehr dankbares Feld,

wie schon aus den wenigen bisher vorliegenden Untersuchungen dieser Art deutlich hervorgeht.

So wurde das markständige Bündelsystem der Begoniaceen von Westermaier einer eingehenden physiologischen Betrachtung unterzogen. Die Markbündel sind hier zum grössten Theil stammeigene Stränge, welche secundär entstehen. Sie biegen in den Knoten nach auswärts und legen sich an beliebige Blattspuren von höher gelegenen Blättern an. Auf die physiologische Ursache ihres Auftretens wirft die von Westermaier constatirte Thatsache Licht, dass die in Rede stehenden Markbündel zunächst nur denjenigen Begoniaceen zukommen, welche mit Knollen oder Rhizomen überwintern (B. boliviensis, tuberculata, hybrida, ignea, robusta, Rex, hydrocotylifolia u. a.) und deren Stammtheile natürlich grössere Stoffmengen zu leiten haben, als diejenigen Begonia-Arten, welche den Winter mit oberirdischen, verholzten Stämmen überdauern. Diesem in Folge des »Einziehens« der Reservestoffe gesteigerten Leitungsbedürfnisse entsprechen die markständigen Leitbündel.

Ein zweites gleichfalls von Westermaier erörtertes Beispiel bezieht sich auf verschiedene Campanula-Arten, welche sich durch grösseren Blüthenreichthum vor anderen Arten auszeichnen und bei welchen die einzelnen Blüthen häufig gruppenweise beisammenstehen. Hierher gehören z. B. Campanula Trachelium und multiflora. Begreiflicherweise werden die unterhalb der knäuel- und köpfchenartigen Inflorescenzen befindlichen Stammpartien wegen der ungefähr gleichzeitigen Samenbildung reichlicher mit leitenden Elementen ausgestattet sein müssen, als die armblüthigen oder mit mehr gleichmässig vertheilten und nach einander reifenden Blüthen besetzten Stammtheile anderer Formen. Die Vermehrung der leitenden Stränge geschieht durch markständige Bündel, welche bei Campanula Trachelium sehr nahe dem inneren Rande des normalen Holzringes liegen, bei Campanula multiflora zwei concentrische Kreise bilden, von denen der äussere dem normalen Bündelring sehr nahe liegt, während ein viel kleinerer das Innere des Markgewebes umschliesst.

Auch das Vorkommen rindenständiger Gefässbündel lässt in verschiedenen Fällen eine physiologische Deutung zu. Sobald sich nämlich das Parenchym der Rinde durch einen grösseren Chlorophyllgehalt auszeichnet und mehr oder weniger den Charakter eines typischen Assimilationsgewebes annimmt, stellt sich gleichzeitig in oft sehr entschiedener Weise die Neigung zur Ausbildung rindenständiger Gefässbündel ein, welche das Assimilationsgewebe mit Wasser und Nährsalzen zu versorgen haben, und die von ihm producirten Baustoffe wenigstens theilweise ableiten. In diesem Sinne hat bereits de Bary auf das rindenständige Bündelnetz in den laubartigen Kanten der sogen. geflügelten Stengel, z. B. bei Lathyrus-Arten aufmerksam gemacht und auf die Aehnlichkeit des in der Rinde verschiedener succulenter Pflanzen (Salicornia, Mesembryanthemum-Arten, Cacteen) auftretenden Bündelnetzes mit dem der Laubausbreitungen hingewiesen. Von Heinricher wurde ferner gezeigt, dass die mit einem Assimilationsgewebe versehenen Stengel der Centaureen auch ein rindenständiges Leitbündelsystem besitzen.

4. Der für die Mehrzahl der Monocotylen charakteristische Typus des Gefässbündelverlaufes wird seit Mohl als Palmentypus bezeichnet (Fig. 139). Er kennzeichnet sich durch folgende Merkmale: 1) Sämmtliche Bündel sind

Blattspurstränge, welche aus den stengelumfassenden Blattbasen meistens in grosser Anzahl (bis zu mehreren Hunderten) in den Stamm eintreten. 2) Die Blattspurstränge dringen ungleich tief in den Stamm ein; der Medianstrang einer Bündelreihe am tiefsten, die seitlichen Stränge weniger tief. 3) Alle gegen die Stammachse vordringenden Bündel wenden sich bogig nach aussen und nähern sich, radial-schief abwärts laufend, der Peripherie des Stammes; blos die seitlichen Bündel steigen annähernd senkrecht hinab. Jeder radial-schiefe Strang verläuft auch in spiralig tangentialschiefer Krümmung, welche um so auffälliger wird, je kürzer die Internodien des betreffenden Stammes sind. 4) Sämmtliche Bündel steigen getrenntläufig durch viele Internodien abwärts, bis sie sich schliesslich in der Peripherie des Stammes an tiefer unten austretende Blattspuren anlegen. — In Folge dieses Bündelverlaufes sind die einzelnen Stränge auf dem Stammquerschnitte »regellos« angeordnet und zwar um so dichter gedrängt, je näher der Peripherie sie gelegen sind.

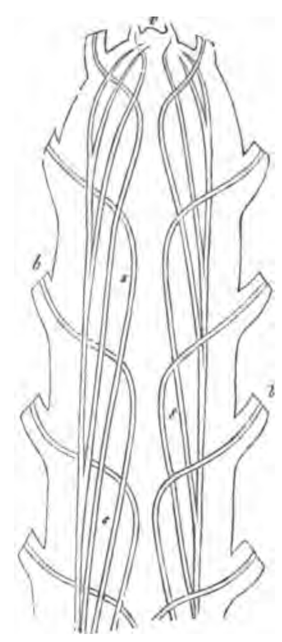


Fig. 139. Vereinfachtes Schema des Strangverlaufes beim Palmentypus; *bb* die Blattbasen, *v* Vegetationspunkt. Nach Falkenberg. (Sachs, Vorlesungen.)

Bei der physiologischen Betrachtung des Palmentypus kommt vor allem in Betracht, dass hier schon durch die grosse Zahl der Blattspurstränge jedes Blattes, welche ringsum in den Stamm eintreten, eine gleichmässige Versorgung der Assimilationsorgane mit Wasser und Nährstoffen und eine eben solche Vertheilung der plastischen Baustoffe erzielt wird. Die Anlegung der unteren Bündelenden an tiefer austretende Stränge ist hier demnach weniger bedeutungsvoll und auffällig, als beim Dicotylentypus: sie hat ausschliesslich die Continuität des ganzen Bündelsystems herzustellen. Es blieb deshalb auch lange zweifelhaft, ob eine solche Vereinigung der Bündel überhaupt erfolge, wenngleich vom physiologischen Gesichtspunkte aus ein Zweifel hierüber nicht wohl möglich war. — Was den radial-schiefen Verlauf der Blattspurstränge betrifft, so erklärt sich derselbe wohl in erster Linie aus dem mechanischen Principe. Die Gefässbündel sind meistens mit Bastbelegen und Bastscheiden versehen, welche zur Herstellung der Biegungsfestigkeit eine ausgesprochen centrifugale Tendenz zeigen und dabei die leitenden Stränge mit nach aussen ziehen. Auch der tangential-schiefe Verlauf der Stränge scheint eine Erhöhung der Festigkeit zu bezwecken, doch wollen wir hierüber erst im XII. Abschnitte ausführlicher sprechen, wenn von einer analogen Erscheinung im Bau des Holzkörpers die Rede sein wird.

Von den zahlreichen Modificationen des Palmentypus können hier blos einige hervorgehoben werden.

Bei den Gräsern verwischt die sehr beträchtliche Streckung der hohl werdenden Internodien den typischen Bündelverlauf. Das Internodium wird scheinbar von parallelen, senkrecht absteigenden Bündeln durchzogen, welche in dem Knoten durch ein reich verzweigtes Netz von Queranastomosen miteinander verbunden werden. Das Auftreten dieses scheibenförmigen Bündelnetzes steht einestheils mit der Bildung von Axillarsprossen im Zusammenhang, andererseits aber hat es zweifellos die ausgiebige Zuleitung von plastischem Bildungsmateriale zu der darüber befindlichen intercalaren Meristemzone zu vermitteln. Ausserdem kommt diesen Anastomosen noch eine mechanische Bedeutung als Querverspannungen zwischen den Bestandtheilen des Skeletes zu.

In den Halmen sehr vieler Cyperaceen und Juncagineen sind die longitudinal verlaufenden Gefässbündel gleichfalls durch zahlreiche Querästchen verbunden; dieselben treten in den parenchymatischen Diaphragmen auf, von denen die grossen Luftgänge der Halme gefächert werden. Die mechanische Function dieser »Mestomanastomosen«, welche die Träger des Halmes verkoppeln, ist schon im IV. Abschnitte erwähnt worden. Aus dem anatomischen Bau der Querästchen geht aber hervor, dass sie ausserdem noch zur Wasserleitung bestimmt sind. Sie bestehen nämlich aus mehr oder weniger langgestreckten, zum Theil etwas dickwandigen Zellen, und aus engen ring- oder netzartig verdickten, selten getüpfelten Tracheiden. Dass gerade in den Halmen der Cyperaceen und Juncagineen die longitudinalen Wasserbahnen durch zahllose kleine Quercanäle miteinander verbunden sind, steht wahrscheinlich mit der Assimilationsthätigkeit dieser Organe in Zusammenhang. Das zwischen den peripheren Trägern befindliche Parenchym ist chlorophyllreich, oft als Palissadengewebe ausgebildet; bei den meisten Cyperus-Arten sind speciell die Gefässbündel mit den schon früher erwähnten Chlorophyllscheiden umgeben. Dem entsprechend ist auch die Transpiration dieser Halme eine verhältnissmässig sehr grosse und so erscheint es begreiflich, dass Einrichtungen vorhanden sind, welche bei einseitiger Insolation auch die Gefässbündel der Schattenseite dem lebhaft transpirirenden und assimilirenden Chlorophyllgewebe der beleuchteten Halmhälfte dienstbar machen. Um die Wirksamkeit dieser Queranastomosen bezüglich ihres Wasserleitungsvermögens zu erproben, machte ich an Halmen von Scirpus lacustris tiefe Einschnitte, welche ungefähr ein Drittel des Stammumfanges umfassten. Nichtsdestoweniger blieben die über den Einschnitten befindlichen Gewebestreifen frisch und turgescent; die Halme unterschieden sich noch nach mehreren Wochen in Nichts von ihren unbeschädigten Nachbarn.

Bei verschiedenen Monocotylen weicht der Bündelverlauf vom Palmentypus so sehr ab, dass die Aufstellung besonderer Typen gerechtfertigt erscheint. Dieselben zeigen manche Annäherung an den Dicotylentypus.

B. Der Bündelverlauf in den Wurzeln.

Alle typisch gebauten Bodenwurzeln der Gefässkryptogamen wie der Phanerogamen besitzen blos ein axiles Gefässbündel, an welches sich die Bündel der Nebenwurzeln ungetheilt ansetzen. Dieser einfache Strangverlauf ent-



spricht zunächst dem grösseren oder geringeren Feuchtigkeitsgehalte des Bodens, in Folge dessen auch die Rinde jener Wurzeltheile, welche ihr Absorptionsgewebe bereits verloren haben, kaum in die Gefahr kommt, auszutrocknen. Periphere Bündel sind hier demnach überflüssig. Der axile Wurzelstrang ist ferner auch ein Ausdruck der Beanspruchung des Organs auf Zugfestigkeit, indem derselbe bei schwächeren Constructionen das mangelnde mechanische Gewebe hinreichend ersetzt. Man darf demnach den centralen Mestomcylinder der Wurzeln in mancher Hinsicht als physiologisches Analogon des axilen Stranges der Stengel von Wasserpflanzen ansehen.

Auf jene Anomalien im Bündelverlauf der Wurzeln, welche in dem Auftreten zahlreicher isolirter Gefässe und Leptombündel innerhalb des erweiterten Centralcylinders bestehen, ist schon in einem früheren Capitel hingewiesen worden. Untersuchungen über den eventuellen Zusammenhang dieser Bündel untereinander und mit den typischen Hadrom- und Leptomplatten sind von Reinhardt angestellt worden. Ganz isolirt vom Stamm bis zur Wurzelspitze verlaufende Hadromstränge finden sich in den Wurzeln verschiedener Palmen (Caryota purpurascens, Phoenix dactylifera, Cocos- und Chamaedorea-Arten u. a.) Ganz isolirte Leptombündel sind bei Chamaedorea, in einzelnen Wurzeln von Musa rosacea und wahrscheinlich auch von Monstera und Raphidophora vorhanden. Mehr oder minder häufige Anastomosen zwischen den Hadrombündeln treten bei den Cyclanthaceen auf, ferner bei Chamaerops humilis und Areca rubra. Die isolirten Leptomstränge bilden nur selten Anastomosen; häufiger verschmelzen die äusseren mit den peripheren Leptomstrahlen oder je zwei innere zu einem. Im Ganzen geht daraus hervor, dass die im Centralcylinder neu auftretenden Leitbündel hauptsächlich oder ausschliesslich dem Stoffverkehr auf weitere Entfernungen hin, durch die ganze Länge der Wurzel, dienen.

In den zu knollenförmigen Reservestoffbehältern ausgebildeten Nebenwurzeln von Dioscorea batatas und Sedum Telephium wird der axile Strang durch zahlreiche getrennte Gefässbündel von collateralem Bau vertreten, resp. in solche aufgelöst; dass damit eine leichtere Füllung und Entleerung des Speichergewebes verbunden ist, dürfte kaum bezweifelt werden. Die Wurzelknollen der Ophrydeen besitzen auffallenderweise zahlreiche radiale Bündel, von denen jedes mit einer typischen Endodermis umgeben ist. Nach der Auffassung van Tieghem's entsprechen diese Bündel ebenso vielen Centralcylindern, wobei er annimmt, dass die Knolle phylogenetisch aus der Verschmelzung entsprechend zahlreicher Nebenwurzeln hervorgegangen ist.

C. Der Bündelverlauf in den Blättern.

Da die Anordnung der Gefässbündel in den Blattstielen nichts Besonderes darbietet, so können wir sofort die flächenförmigen Spreiten der Blätter und im Anschlusse daran die laubähnlichen Ausbreitungen mancher Stengelorgane in's Auge fassen.

Die »Nervatur« der Blätter, wie der correspondirende Ausdruck für den Gefässbündelverlauf in der Morphologie des Blattes lautet, ist bekanntlich eine überaus mannigfaltige und ihre Verwerthung zu systematischen und namentlich

paläontologischen Zwecken hat eine besondere Terminologie der Blattnervation geschaffen. Vom physiologischen Gesichtspunkte aus ist aber die Nervatur des Blattes bisher nur wenig berücksichtigt worden und wir werden uns deshalb über diesen Gegenstand den Aufgaben des vorliegenden Buches entsprechend ziemlich kurz fassen müssen.

Bezüglich der Gefässbündelanordnung in den Laubausbreitungen lassen sich zwei Haupttypen unterscheiden; der erste Typus weist blos getrenntläufige, frei endende Bündel ohne Anastomosen auf; er ist der einfachere, unvollkommnere Typus, welcher der Regel nach in solchen Blättern zur Ausbildung kommt, deren Ansprüche auf Wasser- und Nährstoffzufuhr wegen ihrer Kleinheit oder ihrer verhältnissmässig geringen Transpiration und verlangsamten Assimilationsthätigkeit (sofern es Laubblätter sind) niemals bedeutend werden. Hierher gehören zunächst die Laubmoosblättchen, die kleinen schuppenförmigen Blätter der Equiseten, Casuarinen und Ephedra-Arten, die Laubblätter vieler Farne und sämmtlicher Coniferen, die kleinen Nieder- und Blüthenblätter vieler Angiospermen, endlich die untergetauchten Blattorgane mancher Wasserpflanzen (Batrachium, Myriophyllum, Hydrilleen). In all diesen





Fig. 140. Nervatur des Blattes von Salix grandifolia Fig. 141. Nervatur des Blattes von Convallaria latifolia nach v. Ettingshausen (aus Sachs, Vorlesungen).

Fällen wird das Blatt entweder blos von einem einzigen medianen Bündel durchzogen, oder von einem Systeme verzweigter Bündel, welche der Querverbindungen vollständig entbehren.

Der zweite Haupttypus kennzeichnet sich durch das Vorhandensein zahlreicher Anastomosen zwischen den Bündelzweigen. Bei den meisten Monocotylen laufen die Stränge geradlinig oder in flachen Bögen zur Spitze des Blattes (Fig. 141); die Anastomosen sind dünne Querästchen. Bei fast allen Dicotylen dagegen bilden die wiederholt nach verschiedenen Richtungen der Blattfläche verzweigten Bündel sammt ihren Anastomosen ein dichtes Netzwerk, in dessen Maschen die letzten Bündelchen blind enden (Fig. 140).

Das Gefässbündelnetz der Laubausbreitungen ist um so reicher ausgebildet, und seine Maschen sind um so enger, je stärker die Transpiration des betreffenden Blattes ist. „Vergleicht man z. B. das Bündelsystem eines Blüthenblattes mit dem eines Laubblattes derselben Pflanze (Fig. 142), so erschliesst man sofort die ungleich grosse Transpiration dieser Organe. Ein ähnlicher Unterschied in der Ausbildung des Gefässbündelnetzes macht sich bemerklich, wenn man die Laubblätter von Pflanzen auf feuchten und trockenen Standorten in Vergleich zieht.

Die zahlreichen Anastomosen des Bündelnetzes sind physiologisch von grösster Wichtigkeit. Abgesehen von ihrer mechanischen Bedeutung, welche bereits im IV. Abschnitte besprochen wurde, sind sie namentlich für die gleichmässige Wasserversorgung des Assimilationssystems, sobald dasselbe grössere Flächen bildet, unentbehrlich. Um diese letztere Function der Bündelanastomosen zu erproben, durchschnitt ich im Monate Mai von den 5 radienartig ausstrahlenden Hauptrippen verschiedener Laubblätter des Bergahorns (Acer Pseudoplatanus) je 1—2 Rippen nahe ihrer Ursprungsstelle am Blattstiel; wurden zwei Rippen durchschnitten, so waren dieselben einander nicht benachbart. Ohne die zahlreichen Bündelanastomosen hätten nun die den durchschnittenen Rippen benachbarten Partien der Blattspreiten in Folge gehemmter Wasserzufuhr in Bälde vertrocknen müssen. Thatsächlich trat aber nicht die geringste Schädigung der so stark verletzten Blätter ein, mochten sich dieselben im Schatten andererBlätter befinden oder täglich durch Stunden von der Sonne beschienen werden. Sie functionirten allem Anscheine nach normal weiter und vergilbten im Spätherbst nicht früher, als die unbeschädigten Blätter desselben Baumes. Auch der Laubfall erfolgte ungefähr gleichzeitig. Wenn wir bedenken, wie oft in der Natur durch Hagelschlag oder Insektenfrass einzelne Leitungsbahnen der Laubblätter ausser Function gesetzt werden, so begreift man, wie überaus wichtig die Bündelanastomosen nicht nur für das Leben des einzelnen Blattes, sondern auch für den Haushalt der ganzen Pflanze werden können.

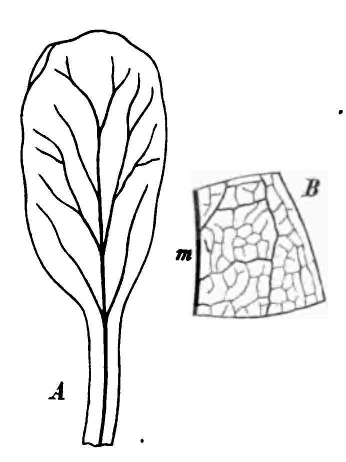


Fig. 142. *A* Gefässbündelverlauf in einem Blumenblatte, *B* desgleichen in einem Laubblattfragmente von Barbarea vulgaris; *m* Mittelnerv des Blattes. Beide Figuren bei gleicher Vergrösserung (V. 10).

In den flächenförmig ausgebreiteten, assimilirenden Stengelorganen, z. B. den Cladodien der Ruscus-Arten, zeigt die Vertheilung der Gefässbündel die-

selben Eigenthümlichkeiten, wie in den ausgebreiteten Laubblättern; vom physiologischen Standpunkte aus bedarf diese Uebereinstimmung wohl keiner Erklärung.

V. Das Leitungssystem der Thallophyten[22]).

In den Thallussprossen verschiedener Rhodophyceen und Phäophyceen treten central gelagerte Reihen gestreckter Zellen auf, deren Querwände siebartig perforirt sind. Man hat es in diesen Zellenzügen offenbar mit dem Leitungssystem, beziehungsweise dem auffallendsten Bestandtheile desselben zu thun, welcher in Form von Siebröhren ausgebildet ist.

Bei den Rhodophyceen sind diese Siebröhren zuerst von J. Klein, später auch von Ambronn und Wille beobachtet worden (Lophura tenuis, Rytiphloea pinastroides, Helicothamnion scorpioides, Cystoclonium purpurascens u. a.).

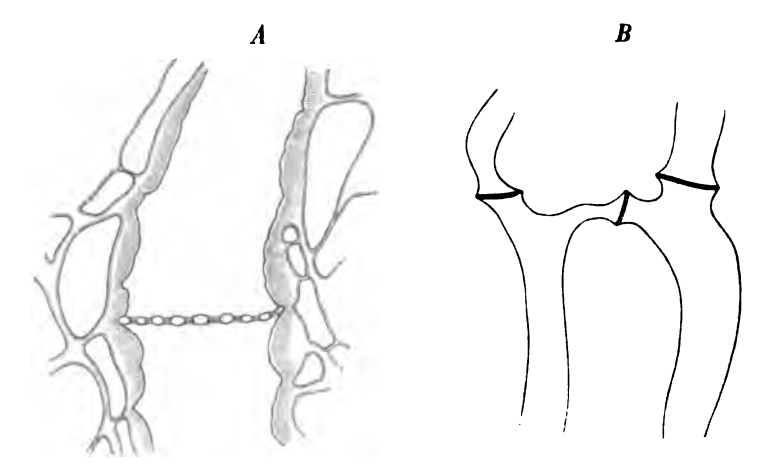


Fig. 143. *A* Siebröhre eines alten Stammes von Macrocystis luxurians, nach Wille; *B* Siebröhren im Stamm von Fucus serratus, nach Wille.

Gewöhnlich wird die Querwand zwischen zwei Röhrengliedern von einem einzigen grossen, fast bis an den Rand reichenden Tüpfel eingenommen, dessen zarte Schliesshaut, die Siebplatte, sehr fein perforirt ist. Als Inhalt der Röhren tritt reichlich Plasma (Eiweissschleim?) auf. Bei den Phäophyceen hat zuerst H. Will das Vorkommen sehr auffallender Siebröhren in älteren Stammtheilen von Macrocystis luxurians nachgewiesen (Fig. 143 *A*). Sie sind an der Peripherie des centralen Hyphenstranges in Radien angeordnet. Die horizontalen oder nur wenig geneigten Querwände haben sich in ihrer ganzen Ausdehnung zu weitporigen Siebplatten umgewandelt, an denen nach Rosenthal in alten Siebröhren auch Callusbelege auftreten; die Längswände sind ziemlich dick, der Inhalt der weitlumigen Röhrenglieder besteht aus einem protoplasmatischen Wandbeleg, welcher zuweilen eine schleimige vacuolenreiche Substanz enthält. Ungefähr gleichzeitig hat N. Wille die Siebröhren verschiedener Laminarien und Fucus-Arten untersucht. Bei Laminaria sind die Enden der relativ englumigen Röhren-

glieder ähnlich wie bei den Siebröhren vieler Angiospermen angeschwollen. Die Querwände sind ihrer ganzen Ausdehnung nach fein perforirt, als Inhalt tritt reichlich Plasma (Eiweissschleim?) auf. Die längsverlaufenden Röhren stehen seitlich durch zahlreiche Queranastomosen in Verbindung (Fig. 143 *B*). Das Siebröhrensystem des Stammes setzt sich auch in die Gewebelamelle zwischen den beiden assimilirenden Schichten der »Blätter« fort. Aehnliche Verhältnisse herrschen nach den Beobachtungen Wille's, die durch Hansteen ergänzt wurden, auch bei den Fucoideen.

Ob die geschilderten Siebröhren der Rhodophyceen und Phäophyceen ausser Eiweisssubstanzen auch noch andere plastische Baustoffe leiten, und ob neben den Siebröhren auch noch andere stoffleitende Elemente vorhanden sind, bleibt noch näher zu untersuchen.

In den complicirter gebauten Mycelsträngen verschiedener Pilze (Phalloideen, Lycoperdaceen, einige Agaricineen) mögen die longitudinal verlaufenden Hyphen des »Markes«, sofern sie nicht mechanischen Zwecken dienen, als Leitungshyphen fungiren. In den fleischigen Fruchtkörpern verschiedener Hymenomyceten, besonders Agaricinen (Agaricus praecox, olearius u. a.) kommen zuweilen lange, mit dichtem, oft glänzendem Inhalt erfüllte Röhren vor, die eine genauere Untersuchung vielleicht als Leitungshyphen erweisen würde. Die Fruchtkörper der Lactarius-Arten sind von Milchröhren durchzogen, welche aus weitlumigen Hyphen mit weichen dehnsamen Membranen bestehen. Sie sind mit einem feinkörnigen Milchsafte erfüllt, der aus verletzten Stellen in dicken Tropfen hervorquillt und bei Erhitzung sowie durch Einwirkung von Alkohol gerinnt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diesen Milchröhren die gleiche Function zukommt, wie den Milchröhren der Phanerogamen, dass sie mithin der Leitung plastischer Baustoffe dienen. In entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht sind die Milchröhren von Lactarius deliciosus, und wahrscheinlich auch bei anderen Lactarius-Arten, nach Ad. Weiss gegliederte Milchsaftgefässe, d. h. aus Zellreihen durch Resorption der Querwände entstandene Zellfusionen. Ausserdem kommen in den Fruchtkörpern der Lactarien auch noch andere englumige Hyphen mit zarten Wänden und wasserhellem Inhalt vor, welche von parenchymatischen, relativ grossen Zellen umgeben werden, die auf dem Querschnitt eine rosettenförmige Anordnung zeigen. Ob man es in diesen Hyphen gleichfalls mit plastische Baustoffe leitenden Röhren oder vielleicht mit Wasserbahnen zu thun hat, ist gänzlich ungewiss.

VI. Die Entwickelungsgeschichte des Leitungssystems.

Die Gefässbündel gehen in den meisten Fällen aus primären Procambiumbündeln, welche de Bary als Initialstränge bezeichnet, hervor. In einzelnen Fällen können aber kleinere Gefässbündel auch aus dem Grundmeristem durch Vermittelung secundärer Procambiumstränge entstehen. Auf diese Weise entwickeln sich z. B. die kleinen Anastomosen in den Diaphragmen des Schaftes von Papyrus antiquorum. — Das primäre Leitparenchym ist, mit Ausnahme der parenchymatischen Elemente des Leptoms und Hadroms, grundmeristematischen Ursprungs. Hierher gehörig sind also die Parenchymscheiden und das Nerven-

parenchym der Blätter, das Rindenparenchym, die primären Markstrahlen und das Markgewebe der Stengel.

Was die Schutzscheiden oder Endodermen betrifft, so ist ihre entwickelungsgeschichtliche Herkunft gleich ihrer phylogenetischen Bedeutung eine sehr variable[23]). Bei den Juncaceen und Cyperaceen constatirte ich die Entstehung der Scheiden aus Procambiumzellen; höchst wahrscheinlich gilt diese Entstehungsweise auch für die Schutzscheiden der Gräser, sofern dieselben nicht partiell umgewandelte Parenchymscheiden sind. Bei den Farnen sind die Endodermen grundmeristematischen Ursprungs. Wie Russow fand, theilen sich die an das Procambiumbündel angrenzenden Meristemzellen ein- oder auch mehrmal in tangentialer Richtung, so dass radiale Zellreihen zu Stande kommen. Die äusserste, oder auch eine mittlere Zelllage wird zur Schutzscheide, während die inneren Lagen die schon oben erwähnte Scheide aus Leitparenchymzellen (Strasburger's »inneres Phloeoterma«) bilden. Bei den kleineren Bündeln der Farnblätter ist die entwickelungsgeschichtliche Zusammengehörigkeit der Schutzscheide und der nach innen angrenzenden Parenchymscheide auch im ausgebildeten Zustand sehr deutlich zu erkennen. — In den Wurzeln endlich entsteht die Schutzscheide aus der an den Centralstrang angrenzenden Grundmeristemschicht der Rinde.

Weil sich das Bildungsgewebe der Schutzscheide nicht immer ausschliesslich in das letztgenannte Dauergewebe umwandelt, mithin auch nicht ohne weiteres als »junge Schutzscheide« zu charakterisiren ist, so habe ich das in Rede stehende Bildungsgewebe als »Coleogen« bezeichnet und unterscheide je nach seiner Beschaffenheit ein procambiales und ein grundmeristematisches Coleogen. Die Hauptfunction des Coleogens ist allerdings, wie schon der Name andeutet, die Bildung einer Schutzscheide, sowie die Hauptfunction des Phellogens in der Bildung von Korkgewebe besteht. Allein auch andere Gewebearten können theilweise wenigstens aus dem Coleogen hervorgehen. Dies ist z. B., wie wir schon vorhin hörten, bei den Farnbündeln der Fall; das grundmeristematische Coleogen, welches den Procambiumstrang umgiebt, bildet ausser der Schutzscheide auch Leitparenchym. Im Blatte von Scirpus Holoschoenus geht das procambiale Coleogen auf der Leptom- und Hadromseite des jungen Gefässbündels tangentiale Theilungen ein und die nach aussen abgeschiedenen Tochterzellen werden zu echten Bastfasern. Hier betheiligt sich also das Coleogen auch an der Bildung des mechanischen Systems.

Gehen wir nunmehr zur Ausbildung des einzelnen Leitbündels über, so haben wir zunächst den Querschnitt zu betrachten. In dieser Hinsicht lehrt die Entwickelungsgeschichte, dass die Ausbildung der einzelnen Elemente des Bündels nicht gleichzeitig vor sich geht; dieselbe erfolgt nicht simultan, sondern succedan, indem im Allgemeinen die Differenzirung der Dauerelemente am Rande des Bündels beginnt und allmählich gegen die Mitte fortschreitet. Die zuerst entstandenen Dauerelemente kann man mit de Bary als Erstlinge oder, an Russow's Benennungsweise anknüpfend, als Protoleptom-, resp. Protohadromelemente bezeichnen. Bei der Entstehung eines collateralen Gefässbündels nehmen demnach die Erstlinge des Leptoms und des Hadroms die beiden Pole des Strangquerschnittes ein, von welchen die Ausbildung der genannten Bündeltheile in centripetaler Richtung (bezogen auf

die Bündelachse) vorwärts schreitet. Bei den radial gebauten Wurzelsträngen liegen die Erstlingsgruppen des Leptoms und der Gefässplatten mit einander abwechselnd im Kreise und von ihnen aus erfolgt in centripetaler Richtung die Ausbildung des ganzen Stranges. In den concentrisch gebauten Farnbündeln entstehen die Erstlinge des Hadroms, sobald dasselbe mehr oder minder bandförmig ist, in der Regel an den beiden Kanten. Doch können bei gekrümmtem oder rundem Hadromtheile auch noch andere Erstlingsgruppen auftreten, welche meist regelmässig über den Querschnitt zerstreut sind.

Was die Ausbildung der Leitbündel dem Längsverlaufe nach betrifft, so erfolgt diese bei den Wurzelsträngen und allen stammeigenen Gefässbündeln in acropetaler Richtung. Dasselbe gilt für die Blattspurstränge mancher Pflanzen (Tradescantia albiflora, Potamogeton-Arten nach de Bary, verschiedene Monocotylen nach Falkenberg etc.). Bei einer sehr beträchtlichen Anzahl von Dicotylen und Coniferen schreitet aber nach Nägeli's Untersuchungen die Ausbildung der Blattspurstränge in basipetaler Richtung fort, d. h. sie wachsen von der Austrittsstelle im Knoten nach abwärts. Gleichzeitig treten sie nach oben in das Blatt hinein.

Was schliesslich die Entwickelungsgeschichte der einzelnen Elemente des Gefässbündels betrifft, so kommen zunächst die Gefässe des Wasserleitungssystems in Betracht, die aus der Verschmelzung von Längsreihen bildenden Meristemzellen hervorgehen. Wie Strasburger bei Bryonia dioica und Impatiens glandulosa beobachtet hat, quellen die Querwände frühzeitig auf, ihre vollständige Resorption erfolgt aber erst, wenn die Verdickung der Längswände vollendet ist. Ein schmaler Rand der Querwand bleibt aber stets in Form einer ringförmigen Membranleiste erhalten. Die Protoplasten der einzelnen Gefässglieder verschmelzen nicht mit einander. In dem Maasse als die Verdickung der Längswände fortschreitet, wird der Plasmaschlauch substanzärmer, bis er zuletzt sammt dem Zellkern ganz verschwindet. Nach Th. Lange findet nach Resorption der Querwände häufig eine Verschmelzung der Protoplasten statt (Tilia, Malva, Hippuris, Fraxinus, Plantago, Cucurbita, Helianthus); auch konnte er nachweisen, dass die Tracheen (und Tracheiden) mancher Pflanzen auffallend lange lebendes Plasma enthalten (Cuscuta, Blattgelenke von Malva, Fraxinus, Secale, Hordeum, Triticum, Pinus laricio, Larix u. a.).



Fig. 144. Junges Gefäss aus der Keimwurzel von Zea Mais. Die plasmolysirten Protoplasten sind nicht miteinander verschmolzen.

Die Entwickelungsgeschichte der Hoftüpfel ist namentlich von Sanio, Russow und Strasburger genauer verfolgt worden. Das sorgfältigste Studium haben namentlich die Hoftüpfel des Holzes verschiedener Coniferen, namentlich von Pinus silvestris, erfahren. Der Bildung der Hofwände geht die Entstehung eines ausgedehnten »Primordialtüpfels« voraus, in dessen Mitte zunächst der Torus als kreisrunde verdickte Stelle gebildet wird. Gleichzeitig wölbt sich

die Schliesshaut des Primordialtüpfels einseitig vor und zeigt nach Russow auf Querschnitten eine zetaförmige Krümmung. Sehr bald wird nun dem Primordialtüpfel beiderseits die Hofwand aufgesetzt. Sie erscheint auf dem radialen Längsschnitt zunächst als ein scharf contourirter, schmaler Ring, welcher sich rasch verbreitert. Dieser die Hofwand bildende Ring wächst schräg gegen das Zellinnere zu, bis sich die Oeffnung, der Tüpfelcanal, so weit verengt hat, dass ihre Ränder in der Horizontalprojection den Torus erreichen. Damit ist dann die Bildung des Hoftüpfels im Wesentlichen vollendet.

Ueber die Entstehung der Siebplatten der Siebröhren sind namentlich von Russow, A. Fischer, Strasburger und Lecomte genauere Untersuchungen angestellt worden. Die Siebplatte geht aus der Schliesshaut eines grossen, seichten Primordialtüpfels hervor, der sich bei horizontaler oder nur wenig geneigter Stellung der Querwand beinahe bis an den Rand derselben ausdehnt. Die Stellen der jungen Siebplatte, wo später die Löcher entstehen, bleiben im Dickenwachsthum zurück, so dass die Platte mit seichten Tüpfeln versehen erscheint. Der Auflösung dieser Stellen geht eine Quellung voraus, womit eine gesteigerte Tinctionsfähigkeit durch Anilinbau verbunden ist. Dann sieht man alsbald in der Mitte der gequollenen Stellen (die bei den Coniferen nicht aufgelöst werden) die noch dunkler tingirten Schleimfäden auftreten, die jetzt die Inhalte zweier benachbarter Glieder mit einander verbinden. Nach Russow werden die sich entwickelnden Siebplatten schon von vornherein von zarten Plasmafäden durchsetzt; die weiten Löcher der Siebplatten entstehen nach ihm durch seitliche Verschmelzung mehrerer, eng benachbarter, gruppenweise angeordneter Canälchen, in denen die Plasmafäden enthalten sind. Natürlich ist es auch möglich, dass die grossen Siebporen durch Erweiterung je eines einzigen feinen Canales zu Stande kommen.

Anmerkungen.

1) Vgl. W. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze, Abhandlungen der math.-phys. Classe der k. sächs. Gesellsch. der Wissenschaften, Bd. XVIII. 1892.

2) H. v. Mohl, Ueber den Bau der Ringgefässe, Vermischte Schriften, p. 285, Sanio. Bot. Ztg. 1868, p. 113. Caspary, Monatsberichte der Berliner Akademie, Juli 1862. A. de Bary, Vgl. Anatomie, p. 161 ff. E. Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena 1891, p. 510 ff., sowie an zahlreichen anderen Stellen des Werkes.

Die Bezeichnung »Tracheen und Tracheiden« basirt auf der früheren Annahme, dass die genannten Zellfusionen und Zellen ein »tracheales« Durchlüftungssystem vorstellen. Nachdem nun aber zweifellos sichergestellt ist, dass die in Rede stehenden Elementarorgane als wasserleitende Röhren fungiren, so erscheint es als eine naheliegende Forderung, unserer veränderten physiologischen Auffassung auch in der Terminologie Rechnung zu tragen. Von diesem Gedanken geleitet hat Potonié (Ueber die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen, 1883) für das Wasserleitungssystem die Bezeichnung »Hydrom« und

für die Elemente desselben den Ausdruck »Hydroiden« vorgeschlagen. Diese Benennungen müssen an sich als ganz passend bezeichnet werden, nur fragt es sich, ob dieselben wirklich unentbehrlich sind? Ich möchte diese Frage nicht bejahen. Geht man auf die etymologische Bedeutung der Bezeichnungen Trachee, resp. Tracheide zurück, welche sich vom Adjectivum τραχύς, rauh, hart, uneben, herleiten, so findet man, dass die genannten Ausdrücke im Grunde genommen nicht mehr besagen, als dass es sich um derbwandige oder, mechanisch ausgedrückt, mit Festigkeitseinrichtungen versehene Röhren handelt. In diesem Sinne passen die Ausdrücke Tracheen und Tracheiden auch für wasserleitende Röhren und es erscheint deshalb nicht nothwendig, diese altherkömmlichen, allgemein in Gebrauch stehenden Termini durch neue zu ersetzen.

3) Betreffs des Baues der Hoftüpfel vgl. Th. Hartig, Bot. Ztg. 1863, p. 293; Sanio, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. IX. Bd. 1873, p. 50 ff.; Russow, Ueber die Entwickelung des Hoftüpfels etc., Sitzungsber. der Dorpater Naturf. Gesellsch. 1881; Derselbe, Zur Kenntniss des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes, Bot. Centralblatt XII. Bd. 1883 Nr. 1—5; C. Mikosch, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1881; E. Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute, 1882 p. 42 ff. — Vgl. ferner de Bary, Vergl. Anatomie p. 165 ff.

4) Fr. Unger, Ueber den anatomischen Bau des Moosstammes, Sitzungsber. der Wiener Akademie, 43. Bd. 1861, p. 497 ff. Lorentz, Grundlinien zu einer vergl. Anatomie der Laubmoose, Jahrb. f. wissensch. Bot. VI. Bd. p. 388 ff. G. Haberlandt, Ueber die physiologische Function des Centralstranges im Laubmoosstämmchen, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft 1883; Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. 17. Bd. p. 372 ff. Oltmanns, Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze, Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, IV. Bd. 1884. R. Coesfeld, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, Bot. Ztg., 1892.

5) J. Böhm, Ueber die Function der vegetabilischen Gefässe, Bot. Ztg. 1879, p. 227 ff. Vergl. ferner die Abhandlungen desselben Forschers in den Landwirthsch. Versuchsstationen 20. Bd. 1877 p. 357 ff., in den Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik I. Bd. und in der Bot. Ztg. 1881, Nr. 49 und 50. — Fr. v. Höhnel, Ueber den negativen Druck der Gefässluft, Wissensch.-praktische Untersuchungen auf dem Gebiete des Pflanzenbaues herausgeg. v. Fr. Haberlandt, II. Bd. 1877 p. 89 ff. (erschien auch als Inaugural-Dissertation); Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze, Pringsheim's Jahrbücher XII. Bd. 1879; R. Hartig, Ueber die Wasserbewegung in den Pflanzen, Bot. Ztg. 1883 p. 250 ff. (Theilweise ein Auszug aus den grösseren Abhandlungen des Verf. in den Untersuchungen aus dem forstbot. Institut in München II, 1882 und III, 1883); Russow, Zur Kenntniss des Holzes etc., Bot. Centralbl. XIII. Bd. 1883, Nr. 1—5; G. Volkens, Ueber Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen, Inaugural-Dissertation, Berlin 1882; Elfving, Ueber die Wasserleitung im Holz, Bot. Ztg. 1882, Nr. 42; Derselbe, Ueber den Transpirationsstrom in den Pflanzen, Acta Soc. Scient. Fenn. T. XIV 1884; J. Vesque, Recherches sur le mouvement de la sève ascendante, Ann. d. sc. nat., Bot. VI. S. T. 19; Scheit, Die Wasserbewegung im Holze, Bot. Ztg. 1884. p. 201; L. Errera, Une expérience sur l'ascension de la sève chez les plantes, Bulletin d. l. soc. bot. de Belgique T. 25; M. Westermaier, Zur Kenntniss der osmotischen Leistungen des lebenden Parenchyms, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1883; Derselbe, Untersuchungen über die Bedeutung todter Röhren und lebender Zellen für die Wasserbewegung in der Pflanze, Sitzungsber. der Berliner Akademie d. Wissensch. 1884; E. Godlewski, Zur Theorie der Wasserbewegung in den Pflanzen, Pringsheim's Jahrbücher Bd. 15, 1884; Janse, Die Mitwirkung der Markstrahlen bei der Wasserbewegung im Holze, Pringsheim's Jahrb. Bd. 18; S. Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen, Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften, 1886 p. 561 ff.; Pappenheim, Zur Frage der Verschlussfähigkeit der Hoftüpfel im Splintholze, Ber. der deutsch. bot. Gesellsch. 1889; E. Strasburger, Leitungsbahnen p. 537 ff. S. Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen, Sitzungsberichte der Berliner Akademie, 1892; E. Strasburger, Ueber das Saftsteigen, Histologische Beiträge, Heft V, 1893; E. Askenasy, Ueber das Saftsteigen, Verhandl. des naturh.-med. Vereins zu Heidelberg 1885.

Von J. Sachs wurde in einer Reihe von Abhandlungen (Ueber die Porosität des Holzes, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, II. Bd. p. 291 ff.; Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. p. 201 ff.), die schon früher von Fr. Unger vertretene Anschauung zu

begründen versucht, dass sich das Wasser nicht im Lumen der leitenden Elemente aufwärts bewege, sondern in den verholzten Zellwänden. Die »Imbibitionstheorie« des Saftsteigens, welche längere Zeit hindurch die herrschende war, ist zuerst von J. Böhm bekämpft worden, der sich ihr überhaupt niemals angeschlossen hatte. Später mehrten sich die Bebachtungen, welche für die Leitung des Wassers im Lumen der Gefässe und Tracheiden sprechen. Die wichtigsten Einwände, welche sich gegen die sog. Imbibitionstheorie erheben lassen, sind in der I. Aufl. dieses Buches p. 260 ff. übersichtlich zusammengestellt. Es darf darauf verzichtet werden, sie hier zu wiederholen.

6) Hinsichtlich des Verschlusses der Hoftüpfel durch Aspirirung der Schliesshaut vgl. Schwendener, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen etc., Sitzungsberichte der Berliner Akademie 1892 p. 938 ff. und Strasburger, Histologische Beiträge Heft V p. 85 ff.

7) L. Jost, Ueber Dickenwachsthum und Jahresringbildung, Bot. Ztg. 1891. Derselbe, Ueber Beziehungen zwischen der Blattentwickelung und Gefässbildung in der Pflanze, Bot. Ztg., 1893. F. G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe, Braunschweig 1886, p. 90 ff. H. Schenck, Ueber Structur-Aenderung submers vegetirender Landpflanzen, Ber. der deutsch. bot. Gesellsch. 1884 p. 481; Derselbe, Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse, Bibliotheca botanica, Heft I, 1886, Constantin, Structure de la tige des plantes aquatiques, Ann. d. sc. nat. Bot. VI. S. T. 19. Strasburger, Leitungsbahnen, p. 929 ff. Westermaier und Ambronn, Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen, Flora 1881.

7) Ein Ungenannter, Untersuchungen über die zellenartigen Ausfüllungen der Gefässe, Bot. Ztg. 1845. J. Böhm, Ueber Function und Genesis der Zellen in den Gefässen des Holzes, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 55. Bd. II. Abth. 1867. Fr. Unger, Ueber die Ausfüllung alternder und verletzter Spiralgefässe durch Zellgewebe, Ebenda 56. Bd. I. Abth. 1867. Reess, Zur Kritik der Böhm'schen Ansicht über die Entwickelungsgeschichte und Function der Thyllen, Bot. Ztg. 1868. G. Haberlandt, Function und Lage des Zellkernes, Jena 1887, p. 71 ff. H. Molisch, Zur Kenntniss der Thyllen, nebst Beobachtungen über Wundheilung in der Pflanze, Sitzungsberichte der Wiener Akademie 97. Bd. I. Abth. 1888.

8) J. Sachs, Ueber die Leitung plastischer Stoffe durch verschiedene Gewebeformen, Flora 1863 p. 33; Derselbe, Jahrbücher f. wissensch. Botanik, III. Bd. 1863; Derselbe, Experimentalphysiologie 1865 p. 374 ff. Vgl. ferner Pfeffer, Jahrb. f. wissensch. Botanik, VIII. Bd. 1872 p. 538; de Vries, Landwirthsch. Jahrbücher, herausgeg. von Nathusius und Thiel, VIII. Bd. 1879 p. 447. F. W. Schimper, Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern, Bot. Ztg. 1885.

9) Strasburger (Leitungsbahnen p. 474, und Lehrbuch der Botanik II. Aufl. p. 87) lässt den Begriff und die Bezeichnung »Cambiform« ganz fallen und rechnet die hierher gehörigen Elemente des Leptoms zum »Bast- oder Cribralparenchym«. Ich kann ihm hierin nicht folgen, denn wenn auch nach der begrifflichen Abtrennung der Geleitzellen (und der sie vertretenden Zellenzüge bei Gymnospermen und Pteridophyten) vom Cambiform, wozu sie früher gerechnet wurden, der Umfang dieses Begriffes eingeschränkt worden ist, so kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass die typische Cambiformzelle von einer typischen »Bastparenchym-« d. i. Leitparenchymzelle scharf unterscheidbar ist. Strasburger legt meines Erachtens auf die zwischen Cambiform und Leitparenchym vorhandenen Uebergänge deshalb ein zu grosses Gewicht, weil er bei seiner Betrachtung des Gefässbündelbaues von den secundären Geweben, die beim nachträglichen Dickenwachsthum gebildet werden, ausgeht und die hierbei gewonnenen Auffassungen auf die primären Gefässbündel überträgt. In der secundären Rinde tritt allerdings das typische Cambiform dem Leitparenchym (Leptomparenchym) gegenüber in den Hintergrund.

10) Die Siebröhren wurden 1837 von Th. Hartig entdeckt. Aus der seitherigen Litteratur über diese Organe sind hervorzuheben: Nägeli, Ueber die Siebröhren, Sitzungsber. der Münchener Acad. 1861; Hanstein, die Milchsaftgefässe und verwandte Organe etc. Berlin, 1864; de Bary, Vergl. Anatomie, p. 179 ff.; K. Wilhelm, Beiträge zur Kenntniss des Siebröhrenapparates dicotyler Pflanzen, Leipzig 1880; Janczewski, Etudes comparées sur les tubes cribreux, Mém. d. la Société d. sc. nat. de Cherbourg, V. XXIII. 1881 p. 350; Russow, Ueber den Bau und die Entwickelung der Siebröhren, Sitzungsber. der Dorpater Naturf. Gesellsch. 1882 p. 257 ff.; Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute, p. 57 ff.; A. Fischer,



Untersuchungen über das Siebröhrensystem der Cucurbitaceen, Berlin 1884; Derselbe, Ueber den Inhalt der Siebröhren in der unverletzten Pflanze, Berichte der deutsch. bot. Ges. III. Bd. 1885; Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Siebröhren, Berichte der math.-phys. Classe der k. sächs. Akademie der Wissensch. 1886. E. Zacharias, Ueber den Inhalt der Siebröhren von Cucurbita Pepo, Bot. Ztg. 1884. Lecomte, Contribution à l'étude du liber des Angiospermes, Annal. de sc. nat. Bot. VII. S. T. X. E. Strasburger, Leitungsbahnen, p. 286.

11) Von Frank (Lehrbuch der Botanik, I. Bd. p. 184 und 604) und Blass (Untersuchungen über die physiolog. Bedeutung des Siebtheils der Gefässbündel, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. XXII. Bd. p. 253) werden zur Begründung der Ansicht, dass die Siebröhren blos eiweissspeichernde Organe sind, folgende Hauptargumente geltend gemacht:

1. Echte Siebröhren kommen nur da vor, wo ein eigentlicher Holzring, dessen Heranwachsen einige Zeit in Anspruch nimmt, gebildet werden soll (bei Coniferen und Dicotylen), und befinden sich hier in nächster Nähe der bildungsthätigen Cambiumschicht, welcher die Eiweissstoffe zugeführt werden sollen. — Mit diesem Satze ist natürlich nicht widerlegt, dass die in diesen Siebröhren enthaltenen Eiweissstoffe in den genannten Organen selbst von anders woher zugeleitet wurden. Mit der Frank-Blass'schen Ansicht verträgt es sich ferner schlecht, dass die Siebröhren der in die Dicke wachsenden Aeste und Stämme gerade zur Zeit der Vegetationsruhe im Winter, wo doch alle Speichergewebe mit Reservestoffen erfüllt sind, erwiesenermaassen nur geringe Eiweissmengen enthalten. Endlich lassen Frank und Blass ganz ausser Acht, dass es auch isolirte Leptombündel mit typischen Siebröhren giebt und dass bei den bicollateralen Gefässbündeln ein Theil der Siebröhren sich in beträchtlicher Entfernung vom Cambium befindet.

2. Bei den Monocotylen und vorzüglich den Wasserpflanzen, die kein secundäres Dickenwachsthum zeigen, kann »von eigentlichen Siebröhren gar nicht mehr die Rede sein«. — Dieser Satz steht mit wohlbekannten histologischen Thatsachen so sehr in Widerspruch, dass er keiner besonderen Widerlegung bedarf. Auch die Monocotylen und Wasserpflanzen haben typische, wohlausgebildete Siebröhren. (Vgl. Strasburger, Leitungsbahnen p. 933.)

3. Wenn man bei Ringelungsversuchen das Verhalten der Siebröhren ober- und unterhalb des Ringelschnittes untersucht, so zeigen sie in ihrem Inhalte keine wesentliche Veränderung, insbesondere keine Entleerung am unteren Wundrande, was der Fall sein müsste, wenn ihr Inhalt in Wanderung nach unten begriffen wäre. — Dass am oberen Wundrande, wo in der Regel eine Calluswulst entsteht, die Siebröhren nicht inhaltsärmer werden, ist selbstverständlich, wenn sie Leitungsorgane sind. Wären sie blos Speicherorgane, so müssten sie in Folge des Eiweissverbrauches bei der Callusbildung entleert werden. Und was den unteren Wundrand betrifft, so würden hier die Siebröhren blos dann entleert werden, wenn in der Rinde ein continuirlicher Eiweissstrom von oben nach unten stattfände, eine Annahme, die ja mit der Auffassung der Siebröhren als eiweissleitende Organe gar nicht zusammenhängt. Die Eiweissleitung findet, sowie der Transport der anderen Baustoffe, nach den Verbrauchsorten hin statt, von einem einheitlichen Eiweissstrome in bestimmter Richtung kann dabei nicht die Rede sein. Uebrigens folgt aus den Blass'schen Beobachtungen nicht einmal, dass in der Rinde kein continuirlicher Eiweissstrom stattfindet, geschweige denn, dass die Siebröhren nicht als Leitungsorgane dienen. Denn wäre selbst in dem unverletzten Zweige oder Stengel ein solcher Eiweissstrom nach abwärts vorhanden, so wäre es doch viel verlangt, zu erwarten, dass nach erfolgter Ringelung vom unteren Wundrande aus der Eiweisstransport in gleicher Richtung weiter stattfinden werde, als ob gar nichts geschehen wäre, was die Pflanze veranlassen könnte, in der Richtung ihres Eiweissstromes eine Aenderung eintreten zu lassen. Da sich auch am unteren Wundrande Vernarbungsprocesse einstellen, die mit Stoffverbrauch verknüpft sind (zuweilen kommt es auch hier zur Callusbildung), so erscheint es begreiflich, wenn nach dieser Stelle von unten her ein Eiweisstransport stattfindet, die Siebröhren daher nicht blos entleert, sondern auch wieder gefüllt werden. — Die von Hanstein erwogene Möglichkeit (welche auch Tschirch, Angew. Pflanzenanatomie p. 344, als wahrscheinlich hinstellt), dass die Siebröhren als Organe der Reizübertragung fungiren, stimmt mit dem ganzen Bau derselben nur wenig überein. Zur Reizfortpflanzung genügen wohl die auch in anderen Geweben so häufigen Plasmaverbindungen.

12) Joh. Hanstein, Versuche über die Leitung des Saftes durch die Rinde und Folgerungen daraus, Pringsheim's Jahrb. II. Bd. 1860. Bei Beurtheilung der Ergebnisse, die man



bei Ringelungsversuchen erzielt, ist auch auf die von Vöchting festgestellte Polarität der Zweige Rücksicht zu nehmen, welche die Wurzelbildung an der Basis der abgeschnittenen Zweige anstrebt. Doch hat bereits Pfeffer (Pflanzenphysiologie, I. Bd. p. 324) hervorgehoben, dass dadurch die Beweiskraft jener Versuche nicht beeinträchtigt wird, denn die Wurzelbildung findet viel reichlicher am unteren Ende des längeren, als an jenem des kürzeren Zweigstückes statt. Wäre die Eiweissleitung durch die Ringelung nicht unterbrochen, so dürfte man wohl erwarten, dass die Wurzelbildung wie an einem ungeringelten Zweige am unteren Ende des ganzen zu dem Versuche verwendeten Zweiges am reichlichsten stattfinden würde.

13) C. H. Schultz-Schultzenstein, Die Cyclose des Lebenssaftes in den Pflanzen, Nova Acta Acad. Leop.-Carol. V. 18, Suppl. II, 1841; H. v. Mohl, Ueber den Milchsaft und seine Bewegung, Bot. Ztg. 1848 p. 553; Unger, Annalen des Wiener Museums f. Naturg. Bd. II 1840; Derselbe, Anatomie und Physiologie der Pflanzen 1855 p. 157 ff. Ein Ungenannter, Die Milchsaftgefässe, ihr Ursprung und ihre Entwickelung, Bot. Ztg. 1846; H. Schacht, Die Pflanzenzelle etc. 1852; Derselbe, Monatsberichte der Berliner Acad. 1856; J. Hanstein, Die Milchsaftgefässe etc. Berlin 1864; Sachs, Experimental-Physiologie 1865 p. 387; Trécul, Eine Reihe von Abhandlungen in den Comptes rendus (abgedruckt in den Ann. d. sc. nat.) 1862—1868; Dippel, Entstehung der Milchsaftgefässe, Rotterdam 1865; David, Ueber die Milchzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocyneen und Asclepiadeen, Inauguraldissert. Breslau 1872; Schmalhausen, Beiträge zur Kenntniss der Milchsaftbehälter der Pflanzen, Mém. de l'acad. d. sc. de St. Pétersbourg, VII. S. T. 26, Nr. 2; de Bary, Vgl. Anatomie, p. 191 ff. und 447 ff.; E. Faivre, Recherches sur la circulation et sur le rôle du latex dans les Ficus elastica, Annales d. sc. nat. V. S. 6. Bd. p. 33 ff., 1866; Derselbe, Etudes physiologiques sur le latex du Mûrier blanc, ibid. V. S. 10. Bd. 1869; Derselbe, Comptes rendus, Bd. 88, 1879; J. Schullerus, Die physiologische Bedeutung des Milchsaftes von Euphorbia Lathyris, Abhandl. des bot. Vereins der Prov. Brandenburg, 24. Bd. 1882; W. H. Scott, Zur Entwickelungsgeschichte der gegliederten Milchröhren, Arbeiten des bot. Institutes in Würzburg, herausgeg. v. J. Sachs, II. Bd. p. 648; Emil Schmidt, Ueber den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren, Bot. Ztg. 1882, Nr. 27 und 28; G. Haberlandt, Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren, Sitzungsber. der Wiener Academie, 87. Bd. 1883; M. Treub, Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes, Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, T. III.; S. Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefässen, Sitzungsberichte der Berliner Akademie 1885; J. F. W. Schimper, Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern, Bot. Ztg. 1885; G. Chauveaud, Recherches embryogéniques sur l'appareil laticifère des Euphorbiacées, Urticacées, Apocynées, Asclepiadées, Annal. d. sc. nat. Bot. VII. S. T. XIV. 1891. L. Kny, Ueber die Milchsafthaare der Cichoriaceen, Sitzungsberichte der Ges. naturf. Freunde in Berlin 1893.

14) Aus der reichen Litteratur über die Leitbündel, resp. Gefässbündel seien hier unter Hinweis auf de Bary's Vgl. Anatomie blos folgende Abhandlungen genannt: H. v. Mohl, De structura palmarum, in v. Martius, Genera et species palmarum; Derselbe, Ueber den Bau des Palmenstammes, Vermischte Schriften 1845, p. 129; F. Unger, Ueber den Bau und das Wachsthum des Dicotyledonenstammes, Petersburg 1840; C. Nägeli, Beiträge zur Wissensch. Botanik, Leipzig 1859 I. Heft; Dippel, Ueber die Zusammensetzung des Gefässbündels der Kryptogamen, Giessen 1865; Derselbe, Das Mikroskop, II. Bd. 1869; Nägeli und Leitgeb, Entstehung und Wachsthum der Wurzeln, Beiträge zur wissensch, Botanik 4. Heft, 1867; Russow, Vergleichende Untersuch. über die Leitbündelkryptogamen, Mém. de l'acad. imp. de St. Pétersbourg, S. VII, T. XIX, 1872; Derselbe, Betrachtungen über das Leitbündel- und Grundgewebe, Dorpat 1878; S. Schwendener, Das mechanische Princip etc. Leipzig 1874; van Tieghem, Recherches sur la symmétrie de structure dans les plantes vasculaires, Annales d. sc. nat. S. V, T. XIII; Derselbe, Recherches sur la structure des Aroidées, Annales d. sc. nat. S. V, T. VI, 1866; L. Kny, Ueber einige Abweichungen im Baue des Leitbündels der Monocotyledonen, Berlin 1881; G. Haberlandt, Ueber collaterale Gefässbündel im Laub der Farne, Sitzungsberichte der Wiener Academie, 84. Bd. 1881. O. G. Petersen, Ueber das Auftreten bicollateraler Bündel bei verschiedenen Pflanzenfamilien, Engler's bot. Jahrb. III. Bd. 1882. H. Potonié, Ueber die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefässkryptogamen, Jahrb. des k. bot. Gartens zu Berlin II. Bd. 1883; E. Heinricher, Der abnorme Stengelbau der Centaureen, anatomisch-physiologisch betrachtet. Berichte der deutschen bot. Gesellsch. 1. Jahrg. 1883, p. 122 ff.; H. Ross, Beiträge zur Anatomie abnormer

Monocotylenwurzeln, Berichte der deutschen bot. Gesellsch. 1883; A. Fischer, ebenda 1883; M. O. Reinhardt, Das leitende Gewebe einiger anomal gebauten Monocotylenwurzeln, Pringsheim's Jahrb. 16. Bd. 1885; Ph. van Tieghem, Structure de la tige des Primevères, Bull. de la Soc. bot. de France, 1886; Derselbe, Sur la polystelie, Annales des sciences nat. Bot. 7. S. T. III. 1886; Derselbe, Traité de Botanique, II. Aufl. Paris, 1891 p. 673 ff. u. 737 ff. Ph. van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires, Annales d. sc. nat. Bot. 7. S. T. VIII. 1888. M. Möbius, Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbündel mit centralem Phloem und peripherischem Xylem, Berichte der deutsch. bot. Ges. V. Bd. 1887. Leclerc du Sablon, Recherches sur la formation de la tige des Fougères, Annales d. sc. nat. Bot. 7. S. T. IX. G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose. II. Cap. Das Leitbündelsystem der Laubmoose, Pringsheim's Jahrb. 17. Bd. 1886. E. Strasburger, Leitungsbahnen 1891; P. Zenetti, Das Leitungsystem im Stamm von Osmunda regalis L. u. dessen Uebergang in den Blattstiel, Bot. Ztg. 1895.

15) Wie aus dem Texte hervorgeht, sind die Begriffe »Leitbündel« und »Gefässbündel« keineswegs identisch. Der Begriff »Leitbündel« ist der allgemeinere, weil er auf rein physiologischer Basis beruht. In diesem Sinne ist also der Centralstrang des Laubmoosstämmchens ebensogut ein Leitbündel, wie ein aus Siebröhren, Cambiformzellen, Gefässen, Tracheiden und Holzparenchymzellen zusammengesetzter Gewebestrang. Als »Gefässbündel« bezeichne ich aber in Uebereinstimmung mit de Bary (Vergl. Anatomie p. 328) jene leitenden Stränge, »welche aus Tracheen (im weiteren Sinne) und Siebröhren als ihren wesentlichen Theilen bestehen.« Auch de Bary rechnet die mechanischen Stränge, welche die Gefässbündel so häufig begleiten, nicht zu den letzteren, allein vom descriptiv anatomischen Standpunkt aus kann er diese Trennung blos als »conventionell« ansehen (l. c. p. 417). Stellt man sich dagegen auf den anatomisch-physiologischen Standpunkt, wie es in diesem Buche geschieht, so ist die Trennung der mechanischen Stränge vom Gefässbündel nicht conventionell, sondern sachlich begründet.

Die von mir eingeführten Ausdrücke Leptom (von λεπτος, dünn, zart) und Hadrom (von ἁδρος, derb, grob) erwiesen sich gegenüber den Nägeli'schen Bezeichnungen Phloëm und Xylem deshalb als nothwendig, weil die letztgenannten Begriffe ausschliesslich auf topographischer Basis beruhen und deshalb in der physiologischen Pflanzenanatomie nicht anwendbar sind. — Die Ausdrücke Siebtheil und Gefässtheil rühren von de Bary, die Ausdrücke Cribraltheil und Vasaltheil von Strasburger her.

16) A. F. W. Schimper, Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens, Bot. Centralblatt Bd. 17 1884; Derselbe, Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888. Lierau, Ueber die Wurzeln der Araceen, Engler's Jahrbücher Bd. IX. 1888.

17) M. Westermaier, Untersuchungen über die Bedeutung todter Röhren und lebender Zellen für die Wasserbewegung in der Pflanze, Sitzungsberichte der Berliner Akademie 1884.

18) A. Fischer, Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter, Berichte der math.-phys. Classe der sächs. Akad. d. Wissensch. 1885. A. Koch, Ueber den Verlauf und die Endigungen der Siebröhren in den Blättern, Bot. Ztg. 1884.

19) H. v. Mohl, Bot. Ztg. 1871, Nr. 1 und 2; Thomas, Zur vergl. Anatomie d. Coniferenblattes, Jahrbücher f. wissensch. Bot. IV. Bd.; de Bary, Vgl. Anatomie p. 395; A. Zimmermann, Ueber das Transfusionsgewebe, Flora 1880; Max Scheit, Die Tracheidensäume der Blattbündel der Coniferen, Jenaer Zeitschrift f. Naturwiss. 1883. E. Strasburger, Leitungsbahnen p. 102 ff.

20) Caspary, Die Hydrilleen, Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Botanik, 1. Bd.; Derselbe, Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel, ebenda, IV. Bd.; Pfitzer, Ueber die Schutzscheide der deutschen Equiseten, ebendaselbst, VI. Bd.; S. Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen, Abhandlungen der k. Acad. d. Wissensch. zu Berlin 1882. (Ein Auszug aus dieser Abhandlung findet sich in den Berichten der deutsch. bot. Gesellsch. 1883). — Vgl. ferner Russow's oben sub 14) citirte Abhandlungen. Van Wisselingh, De Kernscheede bij de wortels der Phanerogamen, Versl. en Mededeelingen der k. Akademie te Amsterdam, 1884. H. de Vries, Studien over zuigwortels, Maandblad voor Naturwetenschapen Bd. XIII, Amsterdam 1886 und Bot. Ztg. 1886 p. 788, 789; S. Schwendener, Die Mestomscheiden der Gramineenblätter, Sitzungs-

berichte der Berliner Akademie, 1890; E. Strasburger, Leitungsbahnen p. 105, 309, 344, 434 und an anderen Stellen.

21) Unter den zahlreichen Abhandlungen, welche sich mit der Anordnung und dem Verlaufe der Gefässbündel beschäftigen, können hier blos einige der wichtigsten namhaft gemacht werden; im Uebrigen ist auf de Bary's Vergl. Anatomie p. 243 ff. zu verweisen.

H. v. Mohl, De palmarum structura, Monachii 1831; Derselbe, Structura caudicis filicum arborearum, in Martius' lc. plant. crypt. Brasil.; Unger, Bau und Wachsthum des Dicotyledonenstammes, Petersburg 1821; Nägeli, Zeitschr. f. wiss. Bot. Heft 3 und 4 und Beiträge zur wissensch. Bot. Heft 1; Cramer, in Nägeli und Cramer, Pflanzenphysiol. Untersuch. Heft 3; Karsten, Die Vegetationsorgane der Palmen, Abhandl. der Berliner Acad. 1847; Hanstein, Jahrbücher f. wissensch. Botanik I. Bd. und Berliner Acad. 1857; C. v. Ettingshausen, Die Blattskelete der Dicotyledonen, Wien 1861; Hildebrand, Anatomische Untersuchungen über die Stämme der Begoniaceen, Berlin 1859; Geyler, Gefässbündelverlauf in der Laubblattregion der Coniferen, Pringsheim's Jahrb. VI. Bd.; F. Schmitz, Das Fibrovasalsystem der Piperaceen, Inauguraldissert. Essen 1871; Vöchting, Bau der Melastomaceen in Hanstein's bot. Abhandl, III; Derselbe, Morphol. und Anatomie der Rhipsalideen, Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. IX; J. Weiss, Flora 1876; Falkenberg, Vgl. Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monocotyledonen, Stuttg. 1876; Westermaier, Ueber das markständige Bündelsystem der Begoniaceen, Flora 1879; Derselbe, Beiträge zur vergl. Anatomie der Pflanzen, II. Ein abnormer Dicotylentypus, Monatsberichte der Berliner Acad. 1881; M. O. Reinhardt, Das leitende Gewebe einiger anormal gebauten Monocotylenwurzeln, Pringsheim's Jahrb. 16. Bd. 1885.

22) J. Klein, Ueber Siebröhren bei den Florideen, Flora 1877; H. Ambronn, Bot. Ztg. 1880; H. Will, Zur Anatomie von Macrocystis luxurians, ebenda 1884; N. Wille, Siebhyphen bei den Algen, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft, Jahrg. 1885; Derselbe, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi, k. Svenska V. A. Handlingar, Bd. 21. 1885. Vgl. auch Engler's bot. Jahrb. VII. Bd. 2. O. Rosenthal, zur Kenntniss von Macrocystis und Thallassiophyllum, Flora, 1890. H. B. Hanstein, Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. 24. Bd. 1892. — A. de Bary, Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, 1884, p. 322, 323; Ad. Weiss, Ueber gegliederte Milchsaftgefässe im Fruchtkörper von Lactarius deliciosus, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch. 91. Bd. I. Abth. 1885.

23) G. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Systems, Leipzig 1879, p. 21, 22, 73; S. Schwendener, Die Schutzscheiden, p. 63 ff.; E. Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882, p. 81; Th. Lange, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung der Gefässe und Tracheiden, Flora, 1891.

Achter Abschnitt.

Das Speichersystem.

I. Allgemeines.

Die durch die Assimilation — im weitesten Sinne des Wortes — producirten Baustoffe finden in der Pflanze gewöhnlich keine sofortige Verwendung. Selbst wenn der Verbrauch des betreffenden Stoffes in derselben Zelle erfolgt, in welcher er gebildet wurde, so verstreicht doch gewöhnlich von dem einen Processe bis zum andern ein gewisser Zeitraum; die inneren und äusseren Bedingungen der Assimilationsthätigkeit sind eben andere, als die Bedingungen des Verbrauches, welcher in erster Linie auf Wachsthum beruht, und deshalb findet fast immer auch eine zeitliche Trennung dieser beiden Vorgänge statt. Sehr deutlich lässt sich dies schon bei verschiedenen Fadenalgen (Spirogyra, Ulothrix u. a.) beobachten, welche tagsüber assimiliren und nachts ihre Zelltheilungen eingehen; das bei Tag unter Mitwirkung des Lichtes producirte Bildungs-Material wird in der Nacht zu neuen Zellwänden etc. verarbeitet. Bei den höher entwickelten Pflanzen compliciren sich natürlich die Verhältnisse; Assimilation und Verarbeitung sind nicht blos zeitlich, sondern auch räumlich von einander getrennt. So wie nun die räumliche Trennung von Production und Verarbeitung nothwendigerweise eine Stoffwanderung bedingt, ebenso hat die zeitliche Trennung jener beiden Vorgänge eine mehr oder minder ausgiebige Stoffspeicherung zur Folge. Der Ort der Speicherung kann dabei ein sehr verschiedenartiger sein. Im einfachsten Fall bleibt der Baustoff eine zeitlang an seiner Bildungsstätte liegen, so z. B. die Stärkekörnchen im Chlorophyllkorne. In anderen Fällen findet die Ablagerung der Baustoffe entfernt vom Bildungsherde in Gewebearten der verschiedenartigsten Function statt, z. B. in Bastzellen, in verschiedenen Elementen des Leitungssystems, vor allen des Leitparenchyms, in den Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates etc. In all diesen Fällen kann man die Stoffspeicherung ungezwungen als eine Nebenfunction der betreffenden Gewebearten und Gewebesysteme auffassen, oder als einen temporären Functionswechsel derselben. Das erstere gilt z. B. von den stärkeführenden Bastzellen, das letztere von den stärkespeichernden Holzparenchym- und Markstrahlenzellen. Derartige Vorkommnisse gehören natürlich nicht in den Rahmen dieses Abschnittes. Hier handelt es sich nur um jene ausgesprochensten Fälle der Stoffspeicherung, welche durch das Vorhandensein eines

eigenen Speichergewebes charakterisirt sind; die letztere Bezeichnung aber wird nur dann am Platze sein, wenn die Hauptfunction des betreffenden Gewebes in der Aufspeicherung eines oder mehrerer Reservestoffe besteht.

Es fragt sich nunmehr, unter welchen Voraussetzungen die Differenzirung eines specifischen Speichergewebes wünschenswerth, ja nothwendig wird. Die Antwort hat offenbar zu lauten: Bei einer hochgradigen Steigerung der Ansprüche an die Fähigkeit eines Organs zur Stoffspeicherung. Eine solche Steigerung der Ansprüche tritt ein, 1) sobald eine beträchtliche Menge von Reservestoffen in einem relativ beschränkten Raume aufgespeichert werden soll, und 2) wenn die aufgespeicherten Stoffe durch längere Zeit, während der Vegetationsruhe, möglichst unbeeinflusst von den äusseren Verhältnissen und den Stoffwechselprocessen, aufzubewahren sind. Diese beiden Voraussetzungen treffen am vollständigsten bei den Vermehrungsorganen der Pflanzen zu, mögen dieselben blos vegetativer Natur sein, wie Zwiebeln, Knollen, Rhizome, oder das Endproduct eines geschlechtlichen Vorganges vorstellen, wie die Samen und Früchte.

Bisher war blos von den Reservestoffen im engeren Sinne, den plastischen Baustoffen die Rede. Allein schon in manchen Reproductionsorganen, wie Zwiebeln und Knollen, findet neben der Aufspeicherung der genannten Stoffe auch eine Ansammlung von Wasser statt, wodurch es möglich wird, dass die junge Pflanze auch in trockenem Erdreich auswächst. Jedem Gärtner ist es ja zur Genüge bekannt, dass selbst frei in der Zimmerluft hängende Zwiebeln austreiben können. In solchen Fällen ist das aufgespeicherte Wasser eben so gut ein Reservestoff, wie Stärke, Eiweiss etc., denn zum Aufbau eines lebenden Pflanzenkörpers ist das Wasser nicht weniger unentbehrlich, wie die plastischen Baustoffe.

Die Aufspeicherung von Wasser, mag sie auf was immer für eine Art erfolgen, ist aber nicht blos für die Keimpflanze vortheilhaft. Auch die ausgewachsene Pflanze kann aus solchen Einrichtungen Nutzen ziehen und für die Pflanzen trockener Klimate ist die Anlage eigener Wasserreservoire oftmals geradezu eine Lebensbedingung. Solche »Wassergewebe« und andere histologische Einrichtungen, welche der gleichen Function dienen, werden dann gewöhnlich in unmittelbarer Nachbarschaft desjenigen Gewebesystems angelegt, welches unter einem eventuellen Wassermangel am meisten leiden würde; d. i. das Assimilationssystem. Andererseits muss auch dafür gesorgt sein, dass die Wiederfüllung der ganz oder theilweise entleerten Reservoire seitens der Wasserbahnen leicht erfolgen kann.

Nach diesen einleitenden Bemerkungen können wir nun an eine Definirung und Umgrenzung des Speichersystems gehen. Alle jene Gewebe, deren Hauptfunction in der Aufspeicherung von Stoffen besteht, welche späterhin zu Wachsthumszwecken und überhaupt im Stoffwechsel Verwendung finden, bilden mitsammt den Wasserreservoiren das Speichersystem der Pflanze. In dieser Definition ist auf die angeführte Charakterisirung der gespeicherten Stoffe Gewicht zu legen. Denn auf ihr beruht die Abgrenzung des Speichersystems gegenüber manchen Secret- und Excretbehältern. Die in den letzteren aufgespeicherten Stoffe bleiben nämlich dem Stoffwechsel dauernd entzogen.

Ueber die allgemeinen Eigenschaften des Speichersystems lässt sich bei

der grossen Verschiedenheit der aufgespeicherten Stoffe nur weniges sagen. Dass die Speichergewebe in der Regel zu den grosszelligen Parenchymgeweben gehören, entspricht begreiflicherweise ihrer Function; und dass sich in ihrem anatomischen Bau verschiedene Einrichtungen nachweisen lassen, welche eine rasche Füllung, beziehungsweise Entleerung ermöglichen, steht gleichfalls mit ihrer physiologischen Aufgabe im Zusammenhang.

II. Die Speicherung des Wassers.

A. Die Wassergewebe [1]).

Bei zahlreichen Pflanzen der wärmeren Klimate wird die ungestörte Function der Assimilationsorgane durch die Ausbildung eines wasserspeichernden Gewebes sicher gestellt, welches wir mit Pfitzer als »Wassergewebe« bezeichnen wollen. Vorzugsweise sind es Bewohner trockener Standorte, Pflanzen, welche auf felsigem Terrain wachsen oder epiphytisch leben, deren Assimilationsorgane mit schützendem Wassergewebe versehen sind. Hierher gehören vor Allem die Bromeliaceen, Peperomien, Begonien, Tradescantien, manche Orchideen u. a. Das Bedürfniss nach Ausbildung eines Wassergewebes kann sich aber auch bei solchen Tropenpflanzen einstellen, welche feuchtere Standorte bevorzugen, zumal wenn grosse, dünne Laubblattflächen entwickelt werden, welche unter dem Einfluss der tropischen Sonne zeitweise enorm stark transpiriren. Hierher sind beispielsweise die Gattungen Canna, Maranta und andere Scitamineen, Ficus elastica, Conocephalus ovatus, Euphorbia thymifolia und viele Palmen zu rechnen. Bei vielen Bewohnern des Meeresstrandes, ja selbst bei Mangrovepflanzen, die eine halb aquatische Lebensweise führen, kommt es gleichfalls zu reichlicher Ausbildung von Wassergewebe. Auch hier steht, wie Schimper annimmt, die Succulenz mit dem Bedürfniss nach Transpirationsschutz im Zusammenhange, indem die bei stärkerer Transpiration eintretende Salzanhäufung in den Laubblättern die Assimilation stark beeinträchtigt. Ob diese Erklärung richtig ist, bleibt dahingestellt.

Die Wassergewebe bestehen aus lebenden Zellen von parenchymatischer Beschaffenheit und oft beträchtlicher Grösse. Der Zellinhalt besteht, abgesehen von einem dünnen plasmatischen Wandbelege mit dem Zellkern und spärlichen Chlorophyllkörnchen, aus wässeriger, farbloser Flüssigkeit, welche bei innerer Lage des Wassergewebes häufig von einem dünnen Schleime ersetzt wird. Die Zellwandungen sind in typischer Ausbildung zart und tüpfellos, längs der Zellkanten hin und wieder zu collenchymatischer Verdickung neigend. Im Blatt von Peperomia incana zeigt die an das Assimilationsgewebe grenzende Zellschicht des Wassergewebes längs der Zellkanten auffällige Wandverdickungen von hornartiger Consistenz; es kommt ein zierliches, festes Gebälke zu Stande, auf dessen unterer Seite die dünne Schicht des Assimilationsgewebes ausgespannt ist. Bei grossem Wasserverluste bleibt dieses demnach vor Faltenbildungen und Zerrungen bewahrt.

Die Form der Wassergewebszellen ist meist annähernd isodiametrisch,

nicht selten aber bedeutend gestreckt, wobei die Streckungsrichtung erkennen lässt, dass es sich dabei um den Zufluss des Wassers zum Assimilationsgewebe auf möglichst kurzem Wege handelt (Hohenbergia strobilacea). In flächenförmig ausgebreiteten Laubblättern sind dann die Wassergewebszellen als Palissaden entwickelt (Carapa moluccensis, Rhizophora mucronata).

Ihrer Lage nach kann man äussere und innere Wassergewebe unterscheiden. Die ersteren, welche aus der Weiterbildung des epidermalen Wassergewebesystems hervorgegangen sind (vgl. p. 79), treten vorzugsweise auf den Oberseiten flach ausgebreiteter Laubblätter auf. Bei dorsiventralem Bau des Blattes wird dabei namentlich die Blattoberseite bevorzugt. Die innere Lage der Wassergewebe dagegen ist namentlich in solchen Assimilationsorganen zu beobachten, welche auch hinsichtlich ihrer äusseren Gestalt die Anpassung an trockenes Klima sofort erkennen lassen. Die Cacteen, Agaven, Aloën und Mesembryanthemum-Arten sind hierher gehörige Beispiele. — Für beiderlei Anordnungstypen ist die unmittelbare Nachbarschaft des Assimilationssystems charakteristisch, welches mit möglichst grosser Fläche dem Wassergewebe anliegt. So beobachtet man z. B. unter der oberen Epidermis des Blattes von Maranta arundinacea eine Lage von hohen Wassergewebszellen, welche stumpf kegelförmig in das Palissadengewebe vorspringen. Eine noch weitergehende Verzahnung des Assimilationssystems mit dem Wassergewebe kommt in den Blättern von Hohenbergia strobilacea zu Stande, welche in Folge der hierdurch bedingten Oberflächenvergrösserung für die rasche Füllung und Entleerung des Wasserreservoirs nicht ohne Bedeutung sein kann. Die gleiche functionelle Bedeutung kommt wohl auch den von Lippitsch bei Ravenala madagascariensis und einigen Strelitzia-Arten (Str. farinosa, reginae und alba) beobachteten »Wassergewebszapfen« zu, welche als farblose palissadenförmige Zellen von dem Wassergewebe der Blattoberseite aus ins Assimilationssystem hineinragen.

Hinsichtlich der quantitativen Ausbildung des Wassergewebes giebt es alle Uebergänge zwischen jenen Epidermen, bei welchen sich die Steigerung ihrer Function als Wassergewebsmantel durch eine bedeutendere Höhe der Zellen oder durch tangentiale Theilungen ausspricht (vgl. S. 105), und jenen mächtig entwickelten Wassergewebsmassen succulenter Assimilationsorgane, denen gegenüber des Assimilationssystem in Form ganz dünner Lamellen auftritt. Bemerkenswerth ist, dass der der Gefahr zu starker Transpiration, resp. Vertrocknung am meisten ausgesetzte Blattrand bei verschiedenen Pflanzen mit einem localen ein- bis mehrschichtigen Wassergewebe versehen ist, welches den übrigen Theilen der Blattspreite fehlt, oder hier eine geringere Schichtenzahl aufweist. Dies ist nach R. Hintz bei Acacia leprosa, salicifolia, longifolia u. a., verschiedenen Quercus-Arten (Qu. pedunculata, macrocarpa, Ilex, coccifera und Suber), Ilex aquifolium, Hakea eucalyptoides u. a. der Fall. An noch jungen Blättern von Musa-Arten besteht nach Lippitsch der farblose Blattrand in seiner ganzen Dicke aus Wassergewebe, welches an älteren Blättern mit eingerissenen Rändern allerdings ganz vertrocknet ist.

Eine merkwürdige Erscheinung betreffs der quantitativen Ausbildung des Wassergewebes hat Schimper bei den epiphytischen Peperomien und Gesneraceen beobachtet. In alternden Blättern nimmt nämlich das Wassergewebe durch Streckung seiner Zellen ganz bedeutend an Mächtigkeit zu. So betrug z. B. bei

der Gesneracee Codonanthe Devosii die Dicke eines Blattes von mittlerem Alter durchschnittlich 2,5 mm, diejenige eines alternden und schon vergilbenden Blattes 5 mm. Dieser beträchtliche Unterschied beruht ausschliesslich auf der Dickenzunahme des Wassergewebes. Dass die alternden Blätter thatsächlich als Wasserreservoire für die jungen, assimilirenden Blätter dienen, wurde von Schimper auch experimentell nachgewiesen. Die gleiche Erscheinung beobachtete ich bei Rhizophora mucronata. Die bereits grüngelben älteren Blätter der von mir am Strande der Koralleninsel Edam bei Batavia gesammelten Zweige dieses Mangrovebaumes waren gerade noch einmal so dick, als die bereits ausgewachsenen Blätter. Nachstehende kleine Tabelle zeigt, dass auch hier die Dickenzunahme des alternden Blattes blos durch das Wachsthum des Wassergewebes bewirkt wird.

	Ausgewachsenes grünes Blatt	Alterndes gelbgrünes Blatt
Dicke des Assimilationsgewebes (incl. der unteren Epidermis)	0,426 mm	0,426 mm
Dicke des Wassergewebes . . (incl. der oberen Epidermis)	0,355 »	1,037 »
Dicke des ganzen Blattes . . .	0,781 »	1,463 »

Lässt man einen abgeschnittenen Zweig von Rhizophora mucronata ohne Wasserzufuhr transpiriren, so beobachtet man, dass nach einigen Tagen die älteren vergilbten Blätter bedeutend geschrumpft und mit gerunzelter Oberfläche versehen sind, während mit Ausnahme der jüngsten noch unausgewachsenen Blätter die übrigen Blattpaare kaum merklich erschlafft sind und auch noch keine gerunzelte Oberfläche besitzen. Daraus geht die Bedeutung der älteren Blätter als Wasserreservoire deutlich hervor.

Nicht immer findet die Ausbildung des Wassergewebes in den Assimilationsorganen, resp. den Blattspreiten statt. Bei vielen epiphytischen Orchideen erfolgt die Aufspeicherung von Wasser in Luftknollen (Scheinknollen), die aus mehreren oder nur einem einzigen Stammgliede bestehen können. Auch verschiedene Rubiaceen, Vaccinieen, Melastomaceen und Gesnera-Arten sind mit mehr oder minder grossen knolligen Wasserbehältern ausgerüstet. Das bekannteste Beispiel in dieser Hinsicht ist die Kartoffelknolle, die uns überdies lehrt, dass in den meisten Knollen, gleichwie in den Zwiebeln, eine Arbeitstheilung zwischen Wasser und plastische Baustoffe speichernden Geweben noch nicht eingetreten ist.

Die grössten Wasserreservoire sind wohl die fleischigen Stammknollen der »Ameisenpflanzen« Myrmecodia und Hydnophytum, zweier im malayischen Archipel, in Neuguinea und im südlichen Australien einheimischer epiphytischer Rubiaceen-Gattungen. Die aus dem Hypocotyl der Keimpflanze sich entwickelnde Knolle erreicht bei Hydnophytum tortuosum nach Beccari einen Durchmesser von 60 cm, bei Myrmecodia eine Länge von 30 und eine Dicke von 20 cm. Sie besteht aus einem saftreichen Wassergewebe und wird von zahlreichen communicirenden Höhlen und Gängen durchsetzt, welche bei Myrmecodia auf der Substratseite zwischen den Wurzeln mit einer grösseren Oeffnung nach aussen münden. Ausserdem sind auch seitlich kleinere Löcher vorhanden. Die Wände

der Höhlen sind gleich wie die Aussenseite der Knolle mit einer Korkhaut bekleidet, auf welcher sich weissliche kleine Höcker erheben, die Treub als Durchlüftungsorgane, als Lenticellen betrachtet. Die in den Höhlen wohnenden zahlreichen Ameisen vertheidigen zwar, wie nicht anders zu erwarten, ihre Wohnstätte, doch ist nicht einzusehen, gegen was für Feinde sich dieser Schutz richten könnte. Mit Recht hält deshalb Treub, der durch Culturversuche nachgewiesen hat, dass die Höhlen und Gänge in den Knollen, sowie letztere selbst, ganz unabhängig von den sie bewohnenden Ameisen entstehen, die in Rede stehenden Organe für riesige Wasserspeicher, und die Höhlen und Gänge in denselben für grosse Durchlüftungsräume, welche das mächtige Knollengewebe, das fortwährend in die Dicke wächst, mit der für die Athmung nöthigen Sauerstoffmenge versehen.

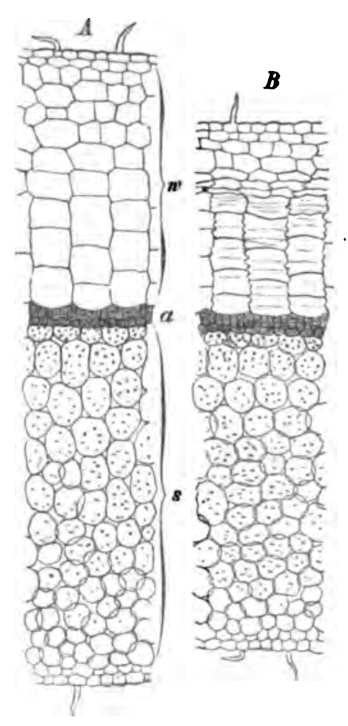


Fig. 145. Blattquerschnitt von Peperomia trichocarpa. *A* Querschnitt eines frischen Blattes. *B* Querschnitt eines vom Stamme losgetrennten Blattes nach 4 tägiger Transpiration bei 18—20° C; *w* Wassergewebe, *a* Assimilationssystem; *s* Schwammparenchym.

Die physiologische Function der Wassergewebe ist bereits von Pfitzer richtig erkannt worden. Eine experimentelle Behandlung hat aber dieser Gegenstand erst durch Westermaier erfahren. Von diesem Autor wurden namentlich die folgenden drei Punkte festgestellt, welche für die Physiologie der epidermalen Wassergewebe von besonderer Wichtigkeit sind.

1. Bei allmählichem Austrocknen eines Laubblattes, welches mit Wassergewebe versehen ist, machen sich die Erscheinungen des Wasserverlustes am frühesten in dem angeführten Gewebe geltend. Die Wassergewebszellen collabiren in auffälliger Weise, während das Assimilationsgewebe noch keine merklichen Spuren des Wasserverlustes zeigt. Diese Eigenschaft der leichten, raschen Wasserabgabe ist natürlich eine Hauptbedingung für die Function eines Gewebes, welches als Wasserreservoir dienen soll.

2. Bei eintretendem Wasserverluste collabiren die Zellen des Wassergewebes, indem ihre dünnen Radialwände wellig verbogen werden (Fig. 145 *B*). Hierdurch wird verhindert, dass an die Stelle des Wassers Luft in die Zellen eintritt, was mit dem Vorhandensein eines lebenden Plasmaschlauches nicht verträglich wäre. Die Zartheit der radialen Wandungen, welche das blasebalgähnliche Spiel des ganzen Gewebes ermöglicht, ist deshalb ein wichtiges anatomisches Merkmal der epidermalen Wassergewebe.

3. Bei erneuter Wasserzufuhr saugt sich das collabirte Gewebe in kurzer Zeit wieder voll und die verbogenen Radialwände werden nun durch den Druck

des in den Zellen neu aufgespeicherten Wassers wieder gerade gestreckt. Diese Möglichkeit der Füllung des Wassergewebes nach wiederholter Entleerung gehört natürlich gleichfalls zu den wesentlichen Kriterien dieses Gewebes.

Im Anschluss an diese drei Hauptpunkte mögen hier noch einige ergänzende Bemerkungen Platz finden.

Die Entleerung des Wassergewebes bei eintretender Trockenheit erfolgt auf doppelte Weise. Der weitaus kleinere Theil des aufgespeicherten Wassers entweicht direct in Gasform, theils durch die Aussenwandungen der Epidermis, theils durch Vermittelung des Durchlüftungssystems, welches auch in den Wassergeweben zu wenngleich spärlicher Ausbildung gelangt. Den grössten Theil der aufgespeicherten Wassermenge reisst aber vermöge seiner stärkeren osmotischen Saugkraft das Assimilationssystem an sich, welches auf diese Weise noch eine geraume Zeit lang seine Transpirationsverluste deckt. Der Schutz welchen das Wassergewebe derart bei mangelnder Wasserzufuhr dem Assimilationssystem gewährt, hat demnach nicht blos den Zweck, das Leben des letztgenannten Gewebes zu erhalten, beziehungsweise seine Austrocknung zu verhüten; vor Allem soll vielmehr die ungestörte Fortdauer seiner Function ermöglicht werden. Während bei ungehinderter Wasserzufuhr das Chlorophyllparenchym seinen Bedarf an Wasser und gelösten Nährsalzen von den Gefässbündeln her deckt, wird nach dem Versiegen dieser Quellen das gefüllte Wasserreservoir in Anspruch genommen.

Die Collabescenz des epidermalen Wassergewebes geht in den ersten Stadien noch ohne Faltenbildung seitens der radialen Wandungen vor sich. In Folge des sinkenden hydrostatischen Druckes der Zellinhalte können sich nämlich die gespannten Radialwände elastisch zusammenziehen. Da sich durch Einlegen der betreffenden Blätter oder Blattquerschnitte in mehrprocentige Kochsalzlösung der Turgor der Wassergewebszellen vollständig aufheben lässt, wodurch dann auch die elastischen Dehnungen der Zellwände ausgeglichen werden, so kann man durch derartige plasmolytische Versuche mit ziemlicher Genauigkeit bestimmen, bis zu welcher Grenze die Collabescenz des Wassergewebes blos auf Contraction seiner Radialwände beruht. Die von mir mit Blättern von Peperomia trichocarpa angestellten Versuche und Messungen ergaben als übereinstimmendes Resultat eine radiale Verkürzung von nahezu 6% der Gesammtdicke des Wassergewebes, bei vollständig aufgehobenem Turgor. Man sieht hieraus, dass bei kleineren Schwankungen im Wassergehalte die Mechanik der Collabescenz eine andere ist, als bei grösserem Wasserverluste.

Schon bei den Moosen finden wir Wassergewebe ausgebildet, das allerdings häufig auch plastische Baustoffe speichert. Unter den Lebermoosen sind hier die Marchantieen zu nennen, deren Thallus unter den Luftkammern mit ihrem Assimilationsgewebe ein farbloses, grosszelliges Gewebe besitzt, welches in erster Linie der angegebenen Function dient. Bei den Laubmoosen beschränkt sich das Vorkommen von Wassergewebe auf das Sporogonium; die Geschlechtsgeneration, das beblätterte Stämmchen, hat sich dem zeitweiligen Wassermangel auf directere Weise angepasst, indem es vollständig austrocknen kann, ohne sein Leben einzubüssen. Das Wassergewebe der Laubmooskapsel tritt

theils subepidermal in der Kapselwand (Funaria hygrometrica) oder im Kapselhalse auf (Webera elongata), theils als inneres Wassergewebe in der Columella, wo es aber auch häufig, besonders im Jugendzustande, Stärke speichert.

B. Schleimgewebe als Wasserspeicher[2]).

Die physiologische und biologische Bedeutung der vegetabilischen Schleime ist eine sehr verschiedene. An dieser Stelle sind blos jene schleimbildenden Zellen und Gewebe zu besprechen, welche als Wasserspeicher fungiren, indem die mehr oder minder dünnflüssigen Pflanzenschleime das Wasser durch Verdunstung schwerer entweichen lassen, als gewöhnlicher Zellsaft. Wenn der Schleim in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht zum Zellinhalt gehört, wie z. B. bei verschiedenen Succulenten (Aloë, Agave, Cacteen etc.), in Zwiebeln, in den Wurzelknollen der Orchideen, so fällt die begriffliche Abgrenzung der Schleimgewebe von typischen Wassergeweben aus dem Grunde nicht leicht, weil schon bei letzteren der Zellsaft nicht selten einen ganz dünnflüssigen Schleim vorstellt. Eine scharfe Abgrenzung ergiebt sich aber, wenn der Schleim in entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht der Zellwand angehört, die sich schleimig verdickt und reichlich Wasser speichert. Diese Abgrenzung beruht aber nicht auf der verschiedenen Entwickelungsgeschichte, die ja in anatomisch-physiologischen Eintheilungsfragen nicht in Betracht kommt. Sie beruht vielmehr auf einem physiologischen Unterschiede, welcher darin besteht, dass in typischen Wassergeweben die osmotische Füllung der Zellen mit Wasser an die Gegenwart eines lebenden Plasmaschlauches, resp. einer Plasmahaut gebunden ist, was in den typischen Schleimgeweben (mit Membranschleim) nicht der Fall ist.

Abgesehen von der schon im Abschnitte über das Hautsystem (S. 104) besprochenen schleimigen Verdickung der Epidermis-Innenwände verschiedener Pflanzen, kommt es in vegetativen Organen, speciell in Laubblättern zumeist blos zur Ausbildung idioblastischer Schleimzellen oder Schleimzellgruppen und -Reihen.

Die Schleimmasse hat in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht gewöhnlich die Bedeutung von sehr stark verdickten, oft zart geschichteten Zellmembranen (Marchantien, Malvaceen, Cacteen, Lauraceen), wobei nach den vorliegenden Untersuchungen die schleimigen Verdickungsschichten schon bei ihrer Entstehung die chemischen und physikalischen Eigenschaften des fertigen Zustandes aufweisen. Die primären Zellwände verschleimen in der Regel nicht. Doch werden sie nicht selten bei gruppen- oder reihenweiser Anordnung der Schleimzellen zerrissen und aufgelöst, so dass grössere Lücken (Tiliaceen) oder Gänge (Fegatella) zu Stande kommen. — Die Verdickung ist entweder ringsum eine gleichmässige oder sie beschränkt sich auf gewisse Zellwandpartien, so dass das stark reducirte, oft nur mehr spaltenförmige Zelllumen eine starke excentrische Lagerung zeigt.

Eines der interessantesten Beispiele von wasserspeichernden Schleimzellgruppen in Laubblättern hat Marktanner-Turneretscher beschrieben[3]). Längs des Randes und namentlich an der Spitze des Blattes von Loranthus

europaeus sieht man nach vorausgegangener Aufhellung durch Kalilauge schon mit freiem Auge durchscheinende Punkte, welche sich bei stärkerer Vergrösserung als kugelige Aggregate von Schleimzellen zu erkennen geben (Fig. 146). Die Zellen sind so aneinander gelagert, dass die Spitzen der einzelnen pyramidenförmigen Zellen im Mittelpunkte der Kugel aneinander stossen. Die schleimige Wandverdickung ist eine einseitige, so dass die schmalen Zelllumina gegen die Peripherie der Kugel gedrängt erscheinen. Sehr bemerkenswerth sind die topographischen Beziehungen dieser Schleimzellkugeln zu dem Gefässbündelnetz des Blattrandes und der Blattspitze. Sie liegen entweder in unmittelbarer Nähe der wasserleitenden Tracheiden, oder werden von diesen diametral durchsetzt; sehr häufig dringen auch die Enden der Tracheiden ins Innere der Kugeln ein. So wird für directe Wasserzufuhr zu diesen Reservoiren gesorgt.

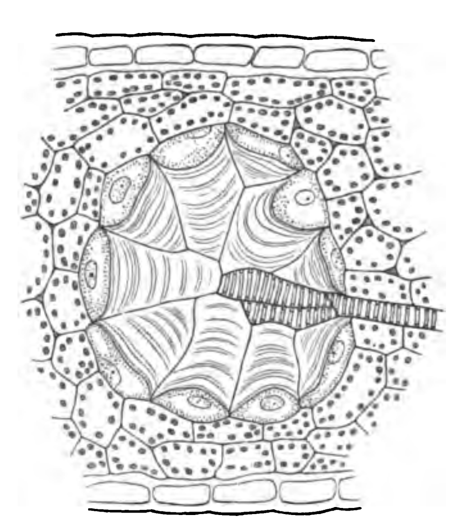


Fig. 146. Querschnitt durch eine Schleimkugel des Blattes von Loranthus europaeus, in welche ein aus Tracheiden bestehendes Gefässbündelende hineinragt.

Bei manchen Pflanzen lässt sich in ein und demselben Blatte ein combinirtes Auftreten von typischem, schleimfreien Wassergewebe mit echten Schleimzellen beobachten; so z. B. bei Conocephalus ovatus und Rhizophora mucronata. Bei letzterer keilen sich an der Grenze zwischen Wasser- und Palissadengewebe gestreckte Schleimzellen mit einseitig verdickten Wandungen zwischen die Palissaden ein.

Als wasserspeichernde Einrichtungen sind auch die sog. Quellschichten[4]) der Frucht- und Samenschalen zahlreicher Pflanzen anzusehen, deren sehr mannigfaltiger Bau in neuerer Zeit besonders von Klebs studirt worden ist. Besonders häufig findet man solche das Austrocknen der keimenden Samen verhütende Schleimgewebe bei Pflanzen trockener Standorte, so z. B. bei vielen Cruciferen und Labiaten. — Gewöhnlich bildet die Quellschicht die oberflächliche Zelllage der Frucht- oder Samenschale; so z. B. bei Linum, Salvia, Plantago und v. a. Diese Lagerung entspricht natürlich am vollkommensten ihrer Function; unmittelbare Wasserzufuhr und räumlich unbeengte Quellung sind die Vortheile dieser Anordnung. Bisweilen treten aber die Quellschichten auch im Innern der Samenschalen, oder an ihrer Innenfläche auf.

Im Nachfolgenden möge nun das Schleimgewebe einiger Frucht- und Samenschalen etwas eingehender beschrieben werden.

Ein oft citirtes Beispiel ist die Quellschicht der Samenschale des Leins (Linum usitatissimum). Ihre prismatischen Zellen sind durch dünne, scharf contourirte Mittellamellen von einander getrennt, welche sich oberseits an die

Cuticularschichten der Aussenwände ansetzen. Die secundären Verdickungsschichten der Aussen- und Innenwände sind in hohem Grade quellbar; bei verlangsamter Wasseraufnahme zeigen sie eine deutliche Schichtung, die aber bei zunehmender Quellung bald wieder verschwindet. Die dünnen, wenig dehnsamen Mittellamellen können dem starken Zuge, welchen sie in Folge des Druckes der quellenden Schichten auf die stärkeren Cuticularschichten der Aussenwände erleiden, nicht lange widerstehen und zerreissen endlich, so dass die stellenweise gleichfalls mit Rissen versehenen Aussenwandungen von den Schleimprismen gleich einer Decke abgehoben werden. Dieselbe verhütet ein allzu rasches Verfliessen des Schleimes.

Die Theilfrüchte der Salvia-Arten sind gleichfalls mit einer oberflächlich gelegenen Quellschicht versehen, deren prismatisch geformte Zellen circa 2mal so hoch als breit sind. Bei der Quellung der secundären Verdickungsschichten, welche namentlich den Seitenwänden angehören, werden nicht, wie beim Lein, die zwischen den Zellen befindlichen Mittellamellen zerrissen, sondern die Cuticularschichten sammt der Cuticula, und die gequollenen Wandpartien treten in Form von langen Schläuchen aus dem Maschenwerk der dünnen Mittellamellen heraus. Oben verbreitern sich diese Schläuche und fliessen bei fortschreitender Quellung vollständig ineinander. Die innerste (tertiäre) Verdickungsschicht der Seitenwände ist nicht quellungsfähig; sie spaltet sich vielmehr beim Quellungsprocesse in ein bis mehrere Schraubenbänder, welche von dem sich streckenden Gallertschlauche mit herausgerissen werden. Mit weit auseinandergezogenen Windungen sind diese Fasern schliesslich dem Schleime eingebettet. Das Vorkommen solcher »Faserschichten« in den Zellwandungen der Quellungsgewebe beschränkt sich nicht blos auf die Spaltfrüchte der Salviaarten. Man kann sie auch an den Samenhüllen von Pflanzen aus sehr verschiedenen anderen Familien beobachten, so z. B. bei den Gattungen Ocymum, Senecio, Collomia, Gilia, Ipomopsis, Polemonium (Unger). Es geht hieraus hervor, dass die erwähnten Schraubenbänder von irgend einer Bedeutung sind, und es ist ein naheliegender Gedanke, diese Bedeutung darin zu suchen, dass sie wie ein zartes Gerüste die Schleimmassen durchziehend diese vor zu raschem Auseinanderfliessen bewahren.

Neben ihrer Hauptfunction, die in einer gleichmässigen Wasserversorgung und im Schutz gegen Austrocknen liegt, fungiren die oberflächlich gelegenen Quellschichten auch als Befestigungsmittel der Samen an und zwischen den Bodentheilchen. Bei verschiedenen Pflanzen tritt diese Aufgabe so sehr in den Vordergrund und beeinflusst in so weitgehendem Maasse die histologische Ausbildung des ganzen Apparates, dass die hierher gehörigen Fälle erst im XI. Abschnitte zu besprechen sind.

C. Die Speichertracheiden [5]).

Eine besondere Art von wasserspeichernden Elementen charakterisirt sich durch den Mangel eines lebenden Plasmaschlauches, so dass aussteifende Membranverdickungen wie bei den Gefässen und Tracheiden nöthig werden. Ihre Füllung geschieht in der Weise, dass seitens der angrenzenden Wasser-

bahnen oder lebenden Parenchymzellen Wasser in sie hineingepresst wird. Bei ihrer Entleerung sinken sie nicht zusammen, wie typisches Wassergewebe, sondern werden mit verdünnter Luft gefüllt. Sie erinnern daher in mehrfacher Hinsicht an typische Tracheiden, von denen sie sich aber durch ihre Function als wasserspeichernde Elemente und durch ihre damit im Zusammenhang stehende Weite und Grösse, oft auch durch ihre mehr isodiametrische Form unterscheiden. Von Heinricher wurden sie deshalb als Speichertracheiden bezeichnet; J. Vesque nennt sie »reservoirs vasiformes«.

In einer Reihe von Fällen beschränkt sich das Vorkommen von Speichertracheiden auf die verbreiterten Endigungen der Leitbündel: die Endstationen des Wasserleitungssystems werden zu zahlreichen kleinen Wasserreservoiren erweitert (Fig. 147). Ihre mehr oder minder verholzten Membranen sind spiralfaserig, noch häufiger aber netzfaserig verdickt, oder mit zahlreichen, querspaltenförmigen Tüpfeln versehen. In phylogenetischer Hinsicht sind sie theils als kolbig oder selbst kugelig aufgetriebene Endtracheiden der Leitbündel

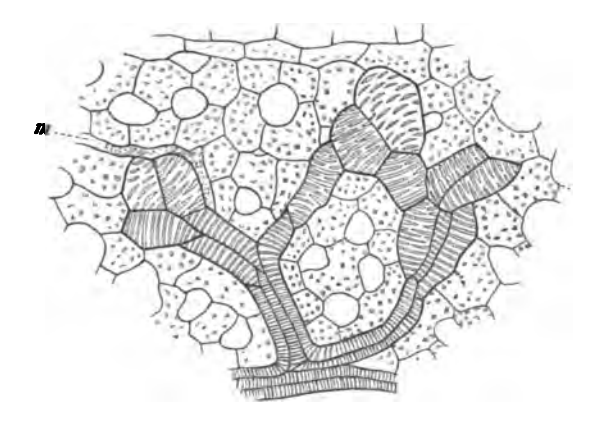


Fig. 147. Gefässbündelenden mit Speichertracheiden im Laubblatt von Euphorbia splendens, *m* Milchröhrenzweig.

selbst aufzufassen (z. B. bei Euphorbia biglandulosa, splendens, Myrsinites), theils stellen sie, wie Heinricher nachwies, umgewandelte Parenchymscheidenzellen resp. Mesophyllzellen vor (Capparis spinosa, aegyptiaca u. a., Centaurea glomerata). Hieran schliessen sich jene Fälle, in welchen diese Metamorphose nicht blos an den Gefässbündelenden eintritt, sondern im ganzen Längsverlauf der randständigen Blattnerven zu beobachten ist. So werden nach Heinricher bei Astrolobium repandum blos einzelne, oder stellenweise auch zahlreiche Zellen der Leitparenchymscheiden in quergetüpfelte Speichertracheiden verwandelt, und zwar hauptsächlich auf der Hadromseite, in unmittelbarer Nachbarschaft der wasserleitenden Tracheiden. Aehnliches lässt sich bei verschiedenen Centaurea-Arten (C. scoparia, americana, senegalensis) beobachten. — In Bezug auf ihre Vertheilung im Blatte ist zu bemerken, dass hauptsächlich die Randnerven mit Speichertracheiden versehen sind.

Bei verschiedenen Pflanzen trockener, sonniger Standorte treten die Speichertracheiden ohne directen Zusammenhang mit den Gefässbündeln auf und zwar

entweder vereinzelt als Idioblasten oder ausserdem noch in zusammenhängenden Lagen zwischen Assimilationsparenchym und Epidermis. Letzteres ist z. B. bei Pleurothallis und Physosiphon-Arten der Fall. Auf dem Querschnitt des Blattes von Physosiphon Landsbergii tritt unter der oberen Epidermis zunächst ein aus zwei Zelllagen bestehendes typisches Wassergewebe auf, dessen Wände mit spaltenförmigen Tüpfeln versehen sind (Fig. 148). Dann folgt eine Lage von grossen palissadenförmig gestreckten Speichertracheiden mit spiralförmigen Verdickungsleisten, die an den Scheidewänden zweier benachbarter Tracheiden mit einander alterniren. Die Tracheidenschicht wird häufig von gleichfalls gestreckten Wassergewebszellen durchbrochen, welche so wie jene bis zum Palissadengewebe reichen. Im Schwammparenchym treten sehr häufig isolirte isodiametrische oder quergestreckte Speichertracheiden auf; unter der unteren Epidermis bilden sie wieder eine zusammenhängende, häufig von Wassergewebszellen unterbrochene Lage.

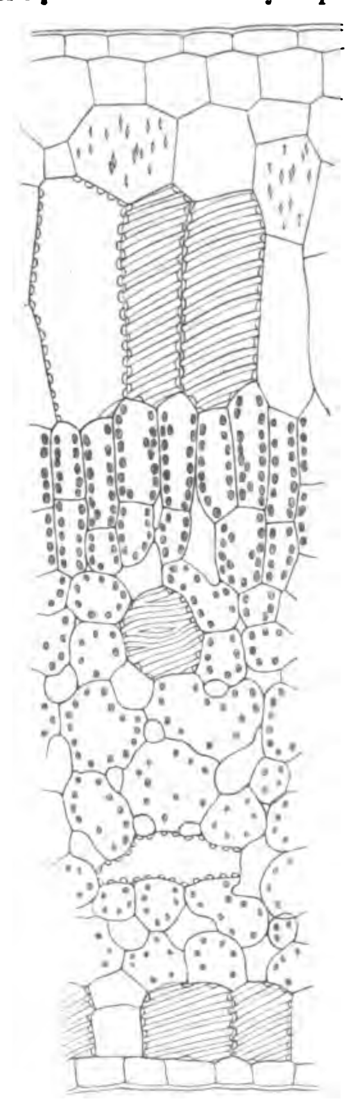


Fig. 148. Querschnitt durch ein Laubblatt von Physosiphon Landsbergii mit Wassergewebe und Speichertracheiden.

Häufiger treten die Speichertracheiden der Mesophylls blos isolirt auf. So kommen nach Vesque in den nadelförmigen Blättern der zu den Tamariscineen gehörigen Gattung Reaumuria sowohl im Palissadengewebe wie im Schwammparenchym zahlreiche »reservoirs vasiformes« vor, die, wie schon ihre Gestalt erkennen lässt, als umgewandelte Palissaden- und Schwammparenchymzellen zu deuten sind. Bei verschiedenen epiphytischen Orchideen (Liparis filipes, Oncidium-Arten) hat P. Krüger im Blattmesophyll und in den Knollen theils schlauchförmig gestreckte, theils isodiametrische Speichertracheiden mit meist spiralfaseriger Wandverdickung beobachtet. Auch die in Blatt und Stamm der Nepenthes-Arten auftretenden »Spiralzellen« sind nach Kny und Zimmermann nichts anderes, als schlauchförmige Wasserreservoire, welche nach starker Transpiration mit stark verdünnter Luft, resp. mit Wasserdampf gefüllt sind.

D. Intercellularräume als Wasserspeicher [6]).

In vegetativen Organen ist es ein seltener Ausnahmsfall, wenn die sonst der Durchlüftung dienenden Intercellularräume als Wasserreservoire verwendet werden. Von Schimper ist dies bei einer epiphytischen Aracee, Philodendron cannifolium, beobachtet worden, deren Laubblätter spindelförmig angeschwollene Stiele besitzen. Die grossen Intercellularräume derselben sind bei feuchtem Wetter bis auf kleine Luftblasen von schleimigem Wasser erfüllt. Bei eintretendem Wassermangel werden sie nach und nach entleert, wobei das aufgespeicherte Wasser, wie Schimper experimentell gezeigt hat, der transpirirenden Spreite zu gute kommt.

Verhältnissmässig häufiger werden intercellularreiche Gewebeschichten der Frucht- und Samenschalen zur Wasserspeicherung herangezogen. So besteht z. B. nach Klebs das dicke lufthaltige Gewebe, welches bei Poterium spinosum den harten Kern der Frucht umgiebt, aus sternförmigen Parenchymzellen mit grossen Zwischenzellräumen, die sich bei Befeuchtung vollständig mit Wasser füllen; auch in die Zelllumina dringt Wasser ein. Bei Adlumia cirrhosa fand Heinricher die innere Epidermis der Kapselwand zu einem grossmaschigen Gitterwerk umgewandelt. Die Wandungen der Zellen sind verholzt und mit zahlreichen Tüpfeln versehen. Bei Wasserzutritt füllen sich sämmtliche Areolen, d. h. die grossen Intercellularen des Gitterwerkes sowie auch die Zelllumina mit Wasser.

III. Die Speicherung der plastischen Baustoffe.

Die morphologische Bedeutung der Reservestoffbehälter ist bei den höher entwickelten Pflanzen überaus verschieden. Bald sind es Stengelorgane, wie die Rhizome und Stengelknollen, bald Wurzeln, wie z. B. die Wurzelknollen der Orchideen, bald Blattgebilde, wie die Zwiebelschuppen und Keimblätter. In den Samen fungirt als specifisches Speicherorgan besonders häufig das Endosperm, bisweilen auch Perisperm.

Da der Begriff »Reservestoffbehälter« gleichwie z. B. der eines Assimilationsorgans kein histologischer sondern ein organographischer ist, so erscheint es wohl selbstverständlich, dass die Mehrzahl der aufgezählten Reservestoffbehälter nicht ausschliesslich aus Speichergewebe besteht. In den meisten vegetativen Organen, welche der Function der Stoffspeicherung angepasst sind, kommen neben dem Speichersystem auch Baststränge, Leitbündel, Hautgewebe zur Ausbildung, so wie in typischen Stengel-, Wurzel- und Blattorganen. Sogar das Endosperm besteht nicht immer blos aus Speichergewebe. Bei Crinum bildet das von keiner Samenschale geschützte, Wasser und Zucker speichernde Endosperm an seiner Oberfläche eine dünne Korkhaut aus und bei den Gräsern ist die äusserste Endospermzelllage, die sog. Kleberschicht, ein bei der Keimung Diastase ausscheidendes Drüsengewebe. Man kann demnach die Speichergewebe nur als das charakteristische Gewebesystem der Reservestoffbehälter an-

sprechen, welches den anderen Systemen gegenüber quantitativ um so mehr vorwiegt, je vollkommener das betreffende Organ seiner speciellen Aufgabe angepasst ist.

A. Die Reservestoffe.

1. Die stickstofflosen Reservestoffe.

Die in den Speichergeweben abgelagerten stickstofflosen Reservestoffe sind Kohlehydrate oder fette Oele. Die ersteren treten theils in fester Form auf, wie in den Stärkekörnern und Zellwandungen, theils im Zellsafte gelöst, wie die Zuckerarten und das Inulin.

Die Stärke[7]), welche wir zunächst betrachten wollen, besitzt in der Regel die Gestalt von rundlichen oder polyedrischen Körnchen, deren Grösse zwischen den Grenzen der mikro- und makroskopischen Wahrnehmung schwankt. Die Form der einzelnen Stärkekörner ist sehr verschieden und für die Pflanzenart, welche sie producirt, gewöhnlich auch charakteristisch. So besitzen die Stärkekörner der Erbsen, Bohnen und anderer Leguminosen eine ellipsoidische Form mit central gelagertem Kerne. Die Stärkekörner des Weizens und Roggens sind linsenförmig; jene der Kartoffelknollen eiförmig mit excentrischem Kern. Solch rundliche Formen besitzen aber die Stärkekörner nur dann, wenn sie sich frei und unbehindert entwickeln können. Sobald sie aber in so grosser Zahl die Zellen ausfüllen, dass sie sich gegenseitig im Wachsthum beengen, so nehmen sie polyedrische Gestalten an. Das Endosperm des Maises z. B. besitzt in seinem hornigen Theile blos polyedrische Stärkekörnchen, in seinen mehligen Partien dagegen meistens runde Körner. — Bisher war stets nur von einfachen Stärkekörnern die Rede. Neben diesen giebt es aber häufig auch zusammengesetzte Körner, welche bei rundlichem Gesammtumriss aus zwei bis mehreren, ja selbst hunderten von Theilkörnchen zusammengesetzt sind. Fast überall lassen sich zwischen den einfachen Stärkekörnern vereinzelt auch zusammengesetzte auffinden; so z. B. in der Kartoffel, im Weizenkorne etc. Nicht selten sind aber umgekehrt die zusammengesetzten Formen typisch und die einfachen blos vereinzelt. Dies ist z. B. im Endosperm des Hafers der Fall. Die zusammengesetzten Körner sind entweder ganz oder blos halb zusammengesetzt. Im ersteren Falle sind die Trennungsflächen zwischen den Theilkörnchen vollständig bis zum Rande ausgebildet; im letzteren Falle werden die Theilkörnchen noch von einem gemeinschaftlichen Schichtencomplexe eingeschlossen.

Am chemischen Aufbau des Stärkekorns sind abgesehen vom Wassergehalte und von einer geringen Menge von mineralischen Einlagerungen verschiedene Kohlehydrate von der Formel $(C_6H_{10}O_5)n$ betheiligt. Nach der Auffassung Nägeli's besteht jedes Stärkekorn aus der an Masse weitaus überwiegenden Granulose, welche nach Zusatz von Jodlösung die bekannte Blaufärbung der Stärke zeigt, und aus Stärkecellulose, die nach Lösung der Granulose durch Speichel und verdünnte Mineralsäuren als zartes, substanzarmes Skelet übrigbleibt. Nach neueren Untersuchungen von Brown und Heron, ferner von Arthur Meyer besteht aber das Speichel- und Säureskelet der Stärkekörner

hauptsächlich aus einem Umwandlungsproduct der eigentlichen Stärkesubstanz, dem Amylodextrin, welchem je nach der Lösungsdauer eine grössere oder geringere Menge von ersterer beigemengt ist. Von A. Meyer wird die eigentliche Stärkesubstanz, aus welcher die meisten Stärkekörner allein bestehen, als Amylose bezeichnet; er unterscheidet zwei Modifikationen derselben, eine, welche bei 100° mit Wasser flüssig wird (β-Amylose), und eine andere, welche sich bei gleicher Temperatur mit Wasser nicht verflüssigt (α-Amylose). Letztere ist die eigentliche Stärkecellulose Nägeli's und wird auch von A. Meyer häufig so genannt. Viele Stärkekörner enthalten ausser der Amylose auch Amylodextrin. Beim Klebreis (Oryza sativa var. glutinosa) und der Klebhirse (Sorghum vulgare glutinosum) bestehen die Stärkekörner sogar hauptsächlich aus dieser Substanz und nehmen mit Jodlösung eine weinrothe Färbung an.

Hinsichtlich des physikalischen Aufbaues des Stärkekorns ist zunächst zu erwähnen, dass die Stärkesubstanz in meist zahlreichen Schichten das central oder excentrisch gelagerte Bildungscentrum, den Kern, umgiebt. An einem vollständig intacten Stärkekorn sind die Schichten auch bei excentrischer Lage des Kernes ringsum stets geschlossen. Wenn sie sich am Rande auskeilen, so hat vorher eine partielle Lösung des Stärkekorns von seiner Peripherie her stattgefunden. — Die Schichtung des Kornes kommt, wie zuerst Nägeli erkannt hat, durch die abwechselnd verschiedene Dichte der aufeinanderfolgenden Schichten zu Stande; substanzreichere Schichten wechseln mit substanzärmeren Schichten ab. Da man die Stärkekörner mit A. F. W. Schimper und Arthur Meyer als krystallinische Gebilde und zwar als Sphärokrystalle aufzufassen hat, welche einen radialfaserigen Bau besitzen, d. h. aus überaus feinen, radial angeordneten Krystallnadeln (Trichiten) bestehen, so ist die Schichtung des Stärkekorns der Ausdruck für die verschiedene Dicke und Anzahl der mehr oder minder reich verzweigten Trichite in den aufeinanderfolgenden Schichten. Diese Verschiedenheit in der Ausbildung der einzelnen Schichten, ihr lockerer oder dichter Bau, ist die Folge von periodischen Aenderungen in den Ernährungsverhältnissen des wachsenden Kornes. Wenn das Chromatophor, resp. der Stärkebildner, in welchem das Korn entsteht, in Folge reichlicher Zuckerzufuhr auch reichlich Stärkesubstanz bildet, so wird dem wachsenden Korn eine relativ dichte Schicht aufgelagert; anderenfalls entsteht eine lockere Schicht. Als A. Meyer in ausgehungerten Stecklingen von Pellionia Daveauana, welche dann wieder stärker belichtet wurden, die Zahl der an den theilweise gelösten Stärkekörnern auftretenden neuen Schichten beobachtete, konnte er feststellen, dass jedem Tage eine dicke dichte, jeder Nacht eine dünne lockere Schicht entsprach. Der Wechsel in der Schichtenbildung war also sehr wahrscheinlich die Folge der periodisch wechselnden Zufuhr von Zucker aus den assimilirenden Blättern.

Die Entstehung der Stärkekörner ist, wie namentlich Schimper gezeigt hat, wohl ausnahmslos an das Vorhandensein von Chromatophoren gebunden; in Speichergeweben sind es hauptsächlich Leucoplasten, welche als »Stärkebildner« fungiren. Jedes Stärkekorn entsteht und wächst im Inneren des Chromatophors. Ob es zeitlebens von der Substanz desselben vollkommen umhüllt wird, wie A. Meyer annimmt, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Jedenfalls macht es oft den Eindruck, als würde ein Theil des Stärkekorns aus dem Chromatophor frei hervorragen. Von der Lagerung des wachsenden Stärkekorns

im Chromatophor, beziehungsweise von der gleichen oder verschiedenen Dicke der das Korn umhüllenden Chromatophorensubstanz ist, wie Schimper gezeigt hat, die Gestalt und die Schichtung des Stärkekorns abhängig. Wenn dasselbe im Centrum des kugelförmigen Stärkebildners entsteht, so kommt den allseits gleichmässigen Wachsthumsbedingungen entsprechend ein centrisch geschichtetes Korn zu Stande. Sobald aber das Stärkekorn unter der Oberfläche des Stärkebildners entsteht, so dass die Chromatophorensubstanz eine ungleich dicke Umhüllung des Kornes bildet, so wird sein Bildungscentrum in Folge des einseitig geförderten Dickenwachsthums der Schichten nach aussen gedrängt und nimmt im ausgebildeten Korne eine excentrische Lage ein; das Korn ist excentrisch geschichtet. —

Auf die künstliche Verquellung der Stärkekörner in Wasser von 60—70° C., durch Kali- und Natronlauge etc. ist hier nicht näher einzugehen. Wohl aber ist ihr natürlicher Auflösungsprocess bei der Entleerung der Speichergewebe und überhaupt bei der Translocirung der Stärke etwas näher ins Auge zu fassen. Derselbe ist ein durch ein ungeformtes Ferment oder Enzym, die Diastase bewirkter Spaltungsprocess, wobei die Stärkesubstanz zuerst in Amylodextrin und dieses späterhin in Dextrin, Isomaltose und schliesslich in Maltose gespalten, resp. umgewandelt wird. Die morphologischen Veränderungen, welche die Stärkekörner dabei erleiden, sind bei verschiedenen Pflanzen ungleich. In der treibenden Kartoffelknolle, in den Zwiebelschuppen von Lilium candidum u. a. werden die grossen excentrisch geschichteten Stärkekörner allmählich von aussen nach innen gelöst. Die Abschmelzung der Stärkesubstanz folgt aber dabei nicht dem Schichtenverlaufe, sondern ringsum zunächst mit annähernd gleicher Intensität; dadurch werden im dickeren Ende des Kornes die einzelnen Schichten seitlich geöffnet; die minder dichten werden dann vom Enzym stärker angegriffen und so geht hier unter Bildung ringförmiger Rinnen die Auflösung rascher vor sich, als am schmaleren Ende des Korns. Dasselbe nimmt allmählich eine stabförmige, mit zahlreichen Einschnürungen versehene Gestalt an. Bei den Stärkekörnern der Bohne und anderer Leguminosen, die mit radialen Rissen versehen sind, erfolgt so lange eine periphere Abschmelzung, bis die Risse geöffnet sind; nun dringt die Diastase in diese ein, erweitert sie und löst alsbald auch die minder dichten Innenpartien des Kornes. Im Endosperm des Maises, der Gerste, des Roggens u. a. Gramineen erfolgt die Lösung der Stärkekörner von aussen nach innen, allein nicht gleichmässig am ganzen Umfange des Kornes, sondern zunächst blos an einzelnen Stellen. Es kommen Löcher und miteinander communicirende Gänge zu Stande, bis schliesslich das Korn zerbröckelt und nun auch die kleinen Stückchen gelöst werden. Die Corrosionscanäle sind nicht überall gleich weit; ihre Contouren erscheinen vielmehr im optischen Längsschnitt gekerbt, was daher rührt, dass der Porencanal dort wo er dichtere Schichten durchdringt, etwas enger, wo er weniger dichte Schichten durchquert, dagegen weiter ist. Die letzteren werden eben von der Diastase rascher angegriffen, als die ersteren.

Schon oben wurde erwähnt, dass stickstofflose Reservestoffe, Kohlehydrate, auch in Form sehr stark verdickter Zellwände gespeichert werden[8]). In Folge dessen erhält das betreffende Gewebe oft eine hornige, selbst beinharte Beschaffenheit; die Bezeichnung »vegetabilisches Elfenbein« für das Endosperm



des Samens von Phytelephas macrocarpa ist hinreichend bekannt. Auch das Endosperm verschiedener Palmen (z. B. der Dattelpalme), zahlreicher Liliaceen, (Ornithogalum, Fritillaria), Irideen und anderer Monocotylen ist an dieser Stelle zu erwähnen. Bei verschiedenen Leguminosen fungiren bald schleimig verdickte Endospermzellwände, bald die verdickten Membranen der Keimblätter als Reservestoff. Letzteres ist auch bei Impatiens Balsamina, Paeonia officinalis und Tropaeolum-Arten der Fall. Endlich sind hier, wie Schaar gezeigt hat, auch die Knospenschuppen von Fraxinus excelsior zu erwähnen, welche als dickwandige Reservestoffbehälter für die austreibenden Sprosse dienen.

Mit der chemischen Beschaffenheit der in den verdickten Zellwänden gespeicherten Kohlehydrate haben sich in neuerer Zeit namentlich Heinricher, Godfrin, Reiss, Nadelmann und E. Schulze beschäftigt. Dabei hat sich herausgestellt, dass die betreffenden Substanzen von der eigentlichen Cellulose mehr oder minder verschieden sind. In den sog. Schleimendospermen zahlreicher Leguminosen bestehen die secundären Verdickungsschichten aus Schleim, welcher entweder direct als solcher gebildet wird, oder aus der Metamorphose von Celluloseschichten hervorgeht. Bei Impatiens Balsamina, Goodia latifolia, Tropaeolum majus, vielen Primulaceen u. a. bestehen die Membranverdickungen aus einer als Amyloid bezeichneten Substanz, welche durch verdünnte Jodjodkaliumlösung blau gefärbt wird, in Kupferoxydammoniak unlöslich ist und von Salpetersäure unter starkem Aufquellen vollständig gelöst wird. Die sogenannte Reservecellulose des Endosperms von Phoenix dactylifera, Phytelephas macrocarpa u. a. verhält sich gegen Jodlösungen und Kupferoxydammoniak wie gewöhnliche Cellulose. Sie unterscheidet sich aber von ihr durch die Producte, die bei der Hydrolyse durch Schwefelsäure entstehen (Seminin und Seminose). In den verdickten Zellwänden der Cotyledonen von Lupinus luteus und wahrscheinlich auch anderer Leguminosen kommt neben echter Cellulose ein Kohlehydrat vor, das von E. Schulze als Paraglactan bezeichnet wird. Es ist in Kupferoxydammoniak unlöslich und wird von Chlorzinkjod anscheinend

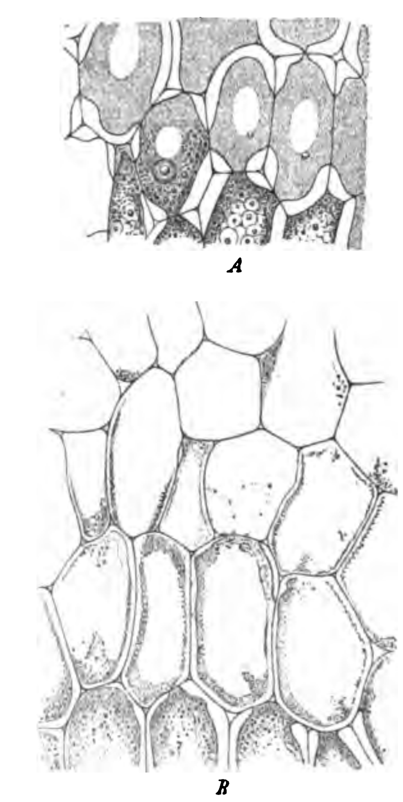


Fig. 149. Speichergewebe der Cotylen von Impatiens Balsamina; *A* aus dem ruhenden Samen, *B* aus dem keimenden Samen: die aus Amyloid bestehenden Verdickungsschichten der Zellwände sind bereits theilweise gelöst. Nach Reiss. (Frank, Lehrbuch.)

nicht gefärbt. Bei der Oxydation mit Salpetersäure liefert es Schleimsäure, beim Erhitzen mit verdünnter Schwefelsäure Galactose und Pentaglycose. Schon 1 % ige Salzsäure oder Schwefelsäure führen das Paraglactan in Zucker über. — Mit dieser Aufzählung ist aber die Anzahl der hierhergehörigen Kohlehydrate wahrscheinlich noch nicht erschöpft.

Die Auflösung dieser Zellwandverdickungen bei der Keimung erfolgt gleichfalls auf Grund enzymatischer Einwirkung und zum Theil in ähnlicher Weise, wie jene der Stärkekörner. Bei Impatiens Balsamina findet nach Heinricher ein allmähliches Abschmelzen der Verdickungen statt, wobei aber die Auflösung in ein und derselben Zelle sehr ungleich rasch erfolgen kann (Fig. 149 *B*). Die Mittellamellen bleiben ganz intact und repräsentiren schliesslich die zarten Zellwände des Chlorophyllparenchyms, in das sich das entleerte Speichergewebe der Keimblätter umwandelt. In anderen Fällen (Tetragonolobus, Lupinus, Goodia latifolia u. a.) tritt nach Nadelmann in den aufzulösenden Zellwandschichten eine radiale Streifung auf, worauf dann keilförmige Risse entstehen, die durch Corrosion erweitert werden. Früher oder später beginnt die meist sehr ungleichmässige Abschmelzung der Verdickungsschichten. Die Mittellamellen bleiben in der Regel ungelöst zurück.

Von den im Zellsaft gelösten Kohlehydraten sind zunächst die verschiedenen Zuckerarten zu nennen. So wird im Speichergewebe der Runkelrübe gegen Schluss des ersten Vegetationsjahres Rohrzucker (Saccharose) angehäuft und in den saftigen Schuppen der Küchenzwiebel findet sich ein Gemisch von Traubenzucker (Dextrose) und anderen Glycosearten vor. In geringeren Mengen enthalten übrigens die meisten Reservestoffbehälter Zucker. — Den Schluss dieser Aufzählung der Kohlehydrate bildet das Inulin[9]), welches als sehr concentrirte Lösung in den Knollen von Dahlia variabilis, Helianthus tuberosus, Inula Helenium vorkommt. Bei schwächerer Vergrösserung gewährt es den Anschein eines dünnen, hellgelblichen Oeles. Wenn man einen frischen Schnitt aus einer inulinhaltigen Knolle in Alkohol taucht, so wird das Inulin in Form eines sehr feinkörnigen Niederschlages ausgefällt. Lässt man dagegen die Knollen selbst durch längere Zeit in Alkohol liegen, so entstehen, wie Sachs gezeigt hat, in Folge des langsamen Eindringens des Alkohols grössere Sphärokrystalle aus Inulin, welche zusammenhängende Gruppen bilden und oftmals ganze Zellcomplexe umfassen. —

Die als Reservestoff aufgespeicherten Fette sind, so wie die Pflanzenfette überhaupt, in chemischer Hinsicht sogenannte Glyceride, das sind Verbindungen von Fettsäuren (Palmitin-, Stearin- und Oelsäure) mit Glycerin. Bei gewöhnlicher Temperatur ist die Mehrzahl der Pflanzenfette flüssig (fette Oele). Seltener besitzen sie bei gewöhnlicher Temperatur die Consistenz des Talges oder der Butter; hierher gehört z. B. das Fett der Cacaobohne, der Muskatnuss. In Aether, Schwefelkohlenstoff, Benzin sind die Pflanzenfette leicht löslich; das Oel der Ricinussamen wird selbst von kaltem Alkohol vollständig gelöst. — Die natürlichen Fette sind niemals chemisch reine Substanzen; sehr häufig enthalten sie freie Fettsäuren, bisweilen auch Farbstoffe (Palmfett) oder Cholesterin (Oliven- und Mandelöl).

In den Zellen des Speichersystems treten die Pflanzenfette, sobald sie nicht in grosser Quantität vorhanden sind, als kleine Tropfen oder runde Ballen auf,

welche der plasmatischen Grundsubstanz des Zellinhaltes eingebettet sind. In fettreichen Samen dagegen füllt das Oel die Zwischenräume aus, welche zwischen dem zarten plasmatischen Netzwerk und den später zu beschreibenden Aleuronkörnern übrig bleiben.

2. Die stickstoffhaltigen Reservestoffe.

Als stickstoffhaltige Reservestoffe kommen fast ausschliesslich die Eiweisssubstanzen in Betracht. Dieselben können im Speichersystem in gleicher Form auftreten, wie in lebensthätigen Geweben, d. i. als Protoplasma. In diesen Fällen, wie sie in saftigen Knollen, Zwiebeln, Rhizomen realisirt sind, gehen die Plasmakörper der Zellen direct in den Zustand der Ruhe über, ohne dass sie in morphologischer Hinsicht sich nennenswerth verändern würden. Chemische Umwandlungen sind aber wohl sicher damit verbunden. — Viel häufiger nehmen jedoch die Eiweisssubstanzen ganz andere Formen an, welche ausschliesslich für ihren Ruhezustand charakteristisch sind. Die auffälligste dieser Formen ist die der Krystalloide[10]). Man hat es in diesen Gebilden mit wirklichen Eiweisskrystallen zu thun, welche in allen entscheidenden Punkten den echten Krystallen vollkommen gleichen. Der einzige Unterschied besteht darin, dass die Krystalloide quellbar sind. Nach den Untersuchungen Schimper's gehören sämmtliche Eiweisskrystalle zwei Systemen an; dem regulären, wie z. B. die würfelförmigen Krystalloide unter dem Periderm der Kartoffel, oder dem hexagonalen System, wie die rhomboedrischen Formen im Endosperm von Bertholletia excelsa. Wiewohl die Krystalloide hauptsächlich in Speichergeweben vorkommen, so kann man sie doch auch nicht selten in lebensthätigen Geweben beobachten; sehr verbreitet sind sie nach den Untersuchungen von A. Zimmermann u. A. in den Zellkernen der Oleaceen, Scrophulariaceen, Bignoniaceen und der Pteridophyten; ihr häufiges Vorkommen in Chromatophoren ist schon früher erwähnt worden. Auch frei im Cytoplasma liegende Krystalloide kommen, zumal in der Epidermis und im Assimilationsgewebe, nicht selten vor. Es braucht dies nicht zu befremden, da ja jede lebende Zelle für ihren speciellen Bedarf zeitweilig plastische Baustoffe ansammeln kann. Dass auch die in anderen Geweben als dem Speichersystem auftretenden Proteinkrystalloide als Reservesubstanz fungiren, geht u. a. aus den Untersuchungen Stock's hervor, welcher in absterbenden Blättern eine Auflösung der Krystalloide beobachtet hat und ebenso bei der Cultur der betreffenden Pflanzen in stickstoffarmen Nährlösungen die Krystalloide verschwinden sah.

Die zweite charakteristische Form der Reserve-Eiweisssubstanzen ist die der Protein- oder Aleuronkörner[11]). Es sind dies rundlich-körnige Gebilde. die in Wasser meistens löslich sind und deshalb lange übersehen wurden. In stärkehaltigen Samen sind sie meist sehr klein und füllen dichtgedrängt die Zwischenräume zwischen den Stärkekörnern aus. Bei den Gräsern ist die periphere Schicht des Endosperms ganz stärkefrei und dicht mit kleinen Eiweisskörnchen angefüllt; dieselben kommen aber bei der Keimung nicht dem Embryo zu gute, sondern dienen lediglich zum Aufbau der sich mächtig entwickelnden Protoplasten jener Zellschicht, die wir in einem späteren Abschnitt als ein Diastase

ausscheidendes Drüsengewebe kennen lernen werden. In fettreichen Samen sind die Aleuronkörner gewöhnlich grösser und häufig mit verschiedenartigen Einschlüssen versehen. Als solche findet man Krystalle aus oxalsaurem Kalk, ferner rundliche oder traubenförmige Körperchen, die sogenannten Globoide, welche aus einer Verbindung von Kalk und Magnesia mit einer gepaarten Phosphorsäure bestehen, und häufig endlich umschliesst die amorphe Substanz des Aleuronkorns ein oder mehrere Krystalloide (Fig. 150), welche nach Auflösung der Hüllsubstanz in Wasser deutlich sichtbar werden (Ricinus communis und die Euphorbiaceen überhaupt). Ein solches Aleuronkorn repräsentirt also mit seinem Krystalloide eine Combination der beiden, nur den gespeicherten Eiweisssubstanzen eigenthümlichen Formen.

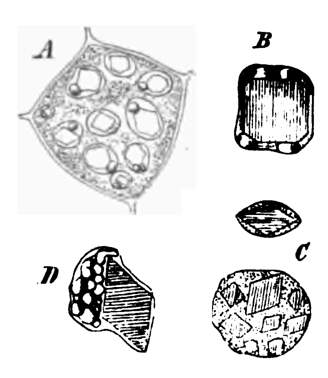


Fig. 150. *A* Zelle aus dem Endosperm von Ricinus communis mit Proteinkörnern nach Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol. V. 400. *B* Einzelnes Proteinkorn aus dem Endosperm von Ricinus mit einem Krystalloid und 4 Globoiden. V. 800. *C* Proteinkörner von Elaeis guyanensis in Oel liegend. V. 500. *D* Proteinkorn aus einem Keimblatt von Bertholletia excelsa nach Behandlung mit sublimathaltigem Alkohol in Wasser liegend. V. 500. (Nach Pfeffer.)

Nach Wakker und Werminski gehen die Aleuronkörner aus eiweissreichen Vacuolen hervor, welche bei der Samenreife eintrocknen. Bei der Keimung verwandeln sie sich unter Wasseraufnahme in Vacuolen zurück, welche später zu einem einzigen Zellsaftraum verschmelzen.

Zu den stickstoffhaltigen Reservestoffen gehören auch amidartige Körper, obgleich die Hauptbedeutung derselben auf ihrer Function als Translocationsmittel beruht. In Kartoffeln, Rüben und möglicherweise in allen saftigen Reservestoffbehältern sind neben den Eiweissstoffen auch Amide als plastische Baustoffe aufgespeichert. —

Inwieweit auch noch andere im Pflanzenreiche verbreitete Verbindungen, wie z. B. die Glykoside und Gerbstoffe, als plastische Reservesubstanzen fungiren, ist eine ausschliesslich ernährungsphysiologische Frage, auf die hier nicht näher einzugehen ist.

B. Die Speichergewebe für die plastischen Reservestoffe.

In den zur Aufnahme der plastischen Baustoffe bestimmten Geweben werden stickstofflose und stickstoffhaltige Verbindungen in den verschiedenartigsten Combinationen und Maassverhältnissen gespeichert. Im Allgemeinen lässt sich hierüber blos sagen, dass die Menge der stickstofflosen Reservestoffe gewöhnlich vorwiegt, und dass sich sowohl die Kohlehydrate untereinander vertreten können, wie auch andererseits statt ihrer häufig verschiedene Fette zur Speicherung gelangen.

Die ernährungsphysiologische Gleichwerthigkeit der verschiedenen Kohlehydrate und Fette, bei welcher wir noch etwas länger verweilen müssen,

ergiebt sich nicht blos aus den Stoffmetamorphosen beim Keimungsprocess; sie geht vielmehr schon aus der vergleichenden Anatomie der Speichergewebe hervor. Man kann nämlich häufig genug beobachten, dass in den verschiedenen Reservestoffbehältern derselben Pflanze, oder in den gleichen Speichergeweben von nahe verwandten Pflanzenformen bald dieser bald jener stickstofflose Reservestoff aufgespeichert wird. So enthalten z. B. die Kartoffeln Stärke, die Dahliaknollen Inulin, die Runkelrüben Rohrzucker, wogegen die Samen der beiden erstgenannten Pflanzen Oel enthalten und die Samen der Runkelrübe Stärke führen. Die Früchte der meisten Gräser sind stärkehaltig; in einzelnen Ausnahmsfällen (Phragmites communis, Koeleria cristata u. a.) wird aber die Stärke durch fettes Oel vertreten. In den Keimblättern von Impatiens Balsamina wird Amyloid in Form von mächtigen Zellwandverdickungen gespeichert, bei den übrigen Impatiens-Arten sind die Cotylen zartwandig, das Amyloid wird durch fettes Oel ersetzt. Und während in den Schuppen der Küchenzwiebel Glycose enthalten ist, wird in den Zwiebeln der Tulpe und anderer Liliaceen statt Zucker Stärke gespeichert. —

Obgleich sich nun Stärke und Fett in ernährungsphysiologischer Hinsicht vollkommen vertreten können, so bietet doch in Hinblick auf ganz bestimmte biologische Verhältnisse bald diese, bald jene Substanz grössere Vortheile.

Die Fette sind bei weitem kohlenstoffreichere Verbindungen, als die Kohlehydrate, beziehungsweise die Stärke. So enthält das Triolein, in Procenten ausgedrückt, 77,4 Gewichtstheile Kohlenstoff, die Stärke dagegen blos 44,4 Gewichtstheile. Da das specifische Gewicht der Stärke 1,56 beträgt und das der Fette blos 0,91—0,96, so enthält ein bestimmtes Volumen Stärke allerdings ungefähr ebenso viel Kohlenstoff als das gleiche Volumen Fett, allein das erstere ist dabei ca. 1,7 mal so schwer als letzteres. Das Fett repräsentirt demnach einen viel »concentrirteren«, beziehungsweise bei gleichem Volum und Nährwerth viel leichteren Baustoff, als die Stärke. Wenn wir nun sehen, dass in den Samen als stickstoffloser Reservestoff viel häufiger Fett als Stärke gespeichert wird, so liegt die Annahme nahe, dass hiermit u. a. eine Verringerung des Gewichtes der Samen bezweckt wird, wodurch die Verbreitungsfähigkeit derselben natürlich gewinnen muss. Speciell gilt dies von den mit Flugorganen versehenen Samen und Früchten, welche mit verhältnissmässig wenigen Ausnahmen ölhaltig sind. Wenn wir dann andererseits finden, dass die Samen der meisten Wassergewächse (Potamogeton, Myriophyllum, Trapa, Alisma, Hippuris, Nymphaea u. a.) nicht Oel, sondern Stärke enthalten, und hierdurch ein grosses specifisches Gewicht erlangen, so lässt sich auch dies als biologisch vortheilhaft deuten. Die Verbreitung der Samen von Wassergewächsen geschieht in der Regel vermittelst entsprechender Schwimmapparate, welche von weiten luftführenden Zellen der Samenhülle gebildet werden. Ist die Verbreitung erfolgt und hat sich der Schwimmapparat allmählich vollgesogen, dann wird der Same um so sicherer den Grund des Gewässers erreichen und auf demselben bis zur Keimung verharren, je grösser sein specifisches Gewicht ist. — Die grossen, umfangreichen Reservestoffbehälter, wie Knollen, Zwiebeln, Rhizome und grosse Samen (edle und Rosskastanien, Eicheln, Bohnen) enthalten in der Regel gleichfalls Stärke oder ein anderes Kohlehydrat als stickstofflosen Reservestoff, und nicht ein fettes Oel. Der Grund hiervon scheint chemisch-physiologischer Natur zu

sein. Bei der Keimung von ölhaltigen Samen wird nämlich ein viel grösseres Quantum von Sauerstoff absorbirt, als bei der Keimung von stärkeführenden Samen und Früchten. Denn nicht blos zur Athmung wird Sauerstoff verbraucht; eine beträchtliche Menge dieses Gases wird auch zur Oxydation des Fettes verwendet, welches, um translocirt zu werden, zunächst in die sauerstoffreichere Stärke sich umwandeln muss. Da nun das Durchlüftungssystem in allen Speichergeweben nur eine höchst spärliche Ausbildung erfährt, so muss der Sauerstoff von Zelle zu Zelle ins Innere des Speichergewebes hineindiffundiren; je grössere Sauerstoffmengen in gleicher Zeit vom Speichersystem bei der Keimung beansprucht werden, desto schwieriger wird natürlich die Diffusion bis in grössere Tiefen hinein erfolgen. Grosse ölhaltige Reservestoffbehälter würden sich demnach zu schwer und langsam mit den zur Keimung nöthigen Sauerstoffmengen versorgen können; dies fällt um so mehr ins Gewicht, als gerade die Knollen, Rhizome und Zwiebeln bestimmt sind, nach dem Wiedererwachen der Vegetation in kürzester Frist neue Laub- und Blüthensprosse zu entwickeln.

Wir haben bereits gehört, dass unter den Kohlehydraten Stärke und celluloseartige Verbindungen die häufigsten Reservestoffe sind. Die gegenseitige Stellvertretung dieser beiden Substanzen hängt gleichfalls mit den biologischen Verhältnissen der keimenden Samen zusammen. Im Allgemeinen enthalten rasch keimende Samen Stärke, — mag nun dieselbe bereits im ruhenden Samenkorne vorhanden gewesen, oder erst bei der Keimung aus Fett entstanden sein. Wenn die Stärke im Endosperm gespeichert wird, so ist es Regel, dass der Keimling dem Endospermgewebe seitlich anliegt oder blos theilweise von ihm umschlossen wird. Das bekannteste Beispiel in dieser Hinsicht bilden die Gramineen; ferner sind hier die Caryophylleen, Portulacaceen, Polygoneen, Chenopodieen u. a. zu nennen. Diese seitliche Lage des Keimlings, wodurch derselbe befähigt wird, auf den leisesten Anstoss von aussen zu reagiren, scheint wie der Stärkegehalt des Endosperms eine Einrichtung zu sein, welche den Keimungsprocess beschleunigen hilft. Sehr langsam keimende Samen hingegen, deren Speichergewebe vom Keimling nur ganz allmählich entleert werden, besitzen häufig ein Endosperm mit stark verdickten Wandungen; überdies wird in diesen Fällen der Keimling rings vom Endosperm umschlossen. Die Vortheile der eben genannten Form der Speicherung sind unschwer einzusehen. Die verdickten Zellwände bieten den lösenden Fermenten eine viel geringere Angriffsfläche dar, als die zahlreichen Stärkekörner; der ganze Keimungsprocess kann demnach unbeschadet der ferneren Entwickelung viel leichter sistirt werden und die Reservestoffbehälter unterliegen trotz des monatelangen Verweilens im Boden viel weniger leicht der Verderbniss und den Angriffen der Insekten und anderer Thiere. Es dürfte, kurz gesagt, nicht zu bezweifeln sein, dass bei langsamer, oft unterbrochener Keimung die in Form von verdickten Zellwänden gespeicherten Kohlehydrate einen geeigneteren Reservestoff vorstellen, als die Stärke.

Aus der verschiedenartigen Combination und Speicherung der plastischen Baustoffe ergiebt sich die Aufstellung mehrerer Typen der betreffenden Speichergewebe, welche in folgender Weise übersichtlich aneinandergereiht werden können:

A. Die Speicherung aller Reservestoffe erfolgt in ein und demselben Gewebe; und zwar

I. blos im Lumen der Zellen; dabei kommt es zu folgenden Combinationen:

1. Eiweisssubstanzen: Protoplasma; stickstofflose Reservestoffe: im Zellsaft gelöster Zucker (Runkelrübe, Küchenzwiebel).

2. Protoplasma — Stärke (Kartoffelknolle, viele Rhizome).

3. Proteinkörner — Stärke (Cotylen der Bohne, Erbse, Linse).

4. Proteinkörner — fettes Oel (Endosperm von Ricinus, Cotylen von Soja).

II. Die Speicherung erfolgt theils im Lumen, theils in den Wänden der Zellen.

5. Proteinkörner — fettes Oel im Lumen; Reservecellulose, Amyloid, Schleim etc. in Form verdickter Zellwände (Endosperm von Phytelephas macrocarpa, Phoenix dactylifera, Coffea arabica, Ceratonia siliqua, Impatiens Balsamina)

B. Die Speicherung der Reservestoffe erfolgt in zwei Gewebearten.

6. Ein Theil der stickstofflosen Reservestoffe wird in den verdickten Wänden von Schleimendospermen gespeichert, deren Zelllumina auf einen schmalen Spalt reducirt sind und keine nennenswerthen Mengen von Reservestoffen enthalten. Ein anderer Theil der stickstofflosen Substanzen wird in Form von fettem Oel und eventuell auch Stärke nebst den Proteinkörnern im Gewebe der Cotyledonen abgelagert (Trigonella Foenum graecum, Trifolium pratense, Medicago).

Bei vielen Pflanzen ist die äusserste Zellschicht des Endosperms ganz abweichend ausgebildet: sie besteht aus meist kurzen prismatischen Zellen, deren Wände nur mässig verdickt oder dünnwandig sind und deren Inhalt, abgesehen von einem substanzarmen Plasmakörper auch dann nur aus Proteinkörnern und fettem Oel besteht, wenn im übrigen Theil des Endosperms Kohlehydrate in Form von Stärke oder von Zellwandverdickungen gespeichert sind. Bei den Gräsern, wo diese als Kleberschicht bezeichnete Zelllage besonders schön entwickelt ist, gehört dieselbe, wie von mir gezeigt worden ist, gar nicht dem Speichersystem an; sie entwickelt sich vielmehr zur Zeit der Keimung zu einem Diastase ausscheidenden Drüsengewebe. Fernere Untersuchungen müssen lehren, ob auch bei anderen Pflanzen, wie z. B. den Leguminosen, die Kleberzellen als enzymausscheidende Drüsenzellen fungiren, oder ob sich in ihrer Differenzirung blos eine Arbeitstheilung des Speichersystems ausspricht, in welchem Falle die betreffenden Endosperme zum 6. Typus gehören würden.

In der Aufeinanderfolge der vorstehend aufgezählten Typen zeigt sich sehr schön, wie auch bei der Ausbildung des Speichersystems eine allmähliche Vervollkommnung und immer mehr zunehmende Arbeitstheilung sich geltend macht. Beim 1. Typus unterscheiden sich die Zellen des Speichergewebes in morphologischer Hinsicht noch gar nicht von lebensthätigen Zellen. Im 2. Typus vereinigen sich sozusagen die Merkmale activer und ruhender Elementarorgane. Im 3. und 4. Typus sind dann bereits sämmtliche plastischen Baustoffe in den für den Ruhezustand bezeichnenden Formen abgelagert. Bisher fand die Speicherung sämmtlicher Stoffe blos in ein- und demselben Gewebe und blos

im Lumen der Zellen statt. In den zwei letzten Typen erfolgt nun eine räumliche Trennung der Reservestoffe; die Eiweisssubstanzen sondern sich wenigstens theilweise von den stickstofflosen Reservestoffen. Im 5. Typus beschränkt sich diese Sonderung noch auf die einzelne Zelle, während sich im 6. Typus sogar zwei ganz verschiedene Gewebe ausbilden.

Es ist begreiflich, dass diese 6 Typen durch mancherlei Uebergänge miteinander verbunden sind. So findet sich beispielsweise auch in jenen Speicherzellen, welche die Eiweisssubstanzen in Form von Aleuronkörnern enthalten, ein freilich substanzarmes Plasmagerüste vor. Wenn Stärke den stickstofflosen Reservestoff vorstellt, so sind doch daneben fast immer noch kleine Mengen von Zucker und fetten Oelen vorhanden. Und schliesslich lässt sich auch häufig eine Annäherung an den 6. Typus beobachten, indem die peripheren Lagen des Speichergewebes an Eiweisssubstanzen reicher sind, als die inneren Schichten desselben. —

Wir haben jetzt noch den Wandungen, der Form und der Anordnung der Speicherzellen unsere Aufmerksamkeit zu schenken.

In den stärkeführenden Speichergeweben sind die Zellwände bisweilen sehr zart und in diesem Falle durchweg ungetüpfelt (Endosperm der Gräser, Zwiebelschuppen von Oxalis esculenta). Schon bei schwacher Verdickung der Zellwände stellen sich aber behufs leichterer Füllung und Entleerung des Speichergewebes zahlreiche Tüpfel ein, welche in den Cotylen der Eichel sehr klein, in den Keimblättern der Rosskastanie, der Bohne und anderer Leguminosen dagegen von ziemlicher Grösse sind. Wenn die stickstofflosen Reservestoffe als fette Oele abgelagert werden, so sind die Wandungen der Speicherzellen meistens zart und ungetüpfelt. Bei der Aufspeicherung von Reservecellulose, Amyloid etc. sind die secundär abgelagerten Verdickungsmassen der Zellwände bald vollkommen homogen, von dem stärker lichtbrechenden Grenzhäutchen abgesehen (Endosperm von Ornithogalum umbellatum, Phytelephas macrocarpa), bald sehr deutlich geschichtet, wie im Endosperm von Fritillaria imperialis (Fig. 152, *C*). Selbstverständlich werden die verdickten Zellwände von zahlreichen Tüpfelcanälen durchsetzt, welche meistens von ziemlicher Weite sind und sich überdies häufig an ihrer Basis trichterförmig erweitern (Fig. 152, *D*). So wird die Oberfläche der oftmals schwach verdickten Schliesshäute vergrössert und damit ein erleichterter Stoffverkehr geschaffen. Den gleichen Zweck hat offenbar die von Tangl, Strasburger u. A. in einzelnen Fällen beobachtete Porosität der Schliesshäute, welche von Plasmaverbindungen durchsetzt werden (Ornithogalum umbellatum, Phoenix dactylifera). Von besonderem Interesse sind die von Tangl entdeckten, sehr engen Porencanäle in den Zellwänden des Endosperms von Strychnos nux vomica, deren Auftreten nicht an das Vorhandensein von Tüpfelschliesshäuten gebunden ist. Ob diese directe Communication zwischen den benachbarten Endospermzellen einer leichteren Ableitung der Lösungsproducte der Reservesubstanzen dient, oder vielleicht blos eine raschere und leichtere Ausbreitung der Verdauungs-Enzyme ermöglicht, bleibt dahingestellt.

Die Form der Speicherzellen ist im einfachsten Falle eine isodiametrische; die Zellen bilden ein dichtes unregelmässiges Gefüge, so dass keinerlei Anordnung zu Stande kommt, welche mechanisch oder ernährungsphysiologisch

bedeutungsvoll wäre. Ein derartiges Speichergewebe, welches dem 1. Typus des Assimilationssystems vergleichbar ist, kommt beispielsweise in den Cotylen der Bohne, Erbse, Eichel und Rosskastanie, sowie in knolligen Reservestoffbehältern zur Ausbildung. In zahlreichen Fällen sind aber die meist gestreckten Speicherzellen in Reihen oder Curven angeordnet, deren jeweiliger Verlauf zur Festigung des Speichergewebes oder zur Ernährung des jungen Keimlings in Beziehung steht. Es giebt nun in dieser Hinsicht Curvensysteme, welche sowohl eine mechanische Bedeutung haben, indem sie die Druckfestigkeit des ganzen Gewebes erhöhen, wie ihnen andererseits auch eine ernährungsphysiologische Rolle zufällt, indem sie die Richtung der Stoffzuleitung zum keimenden Embryo angeben. In anderen Fällen wieder sind diese beiden Functionen nach dem Principe der Arbeitstheilung auf zwei verschiedene, räumlich getrennte Curvensysteme vertheilt. Es soll nunmehr an einigen Beispielen gezeigt werden, wie diese beiden letzten Sätze im Einzelnen zu verstehen sind.

Fig. 151 *C* stellt die grössere Hälfte eines Querschnittes durch die Spaltfrucht von Anethum Sova vor. Ober- und unterhalb der querdurchschnittenen Keimblätter (*e*) des Embryo sehen wir die Zellen des Endosperms in deutliche Curven angeordnet, welche von beiden Seiten gegen den Keimling zulaufen. Diese Curven entsprechen den Drucklinien zweier gewölbeartiger Constructionen. Die Anordnung der Zellen in solche Curven wird demnach die Druckfestigkeit des Endosperms in der Richtung *a*—*b* beträchtlich erhöhen. Gerade in dieser Richtung wird auch die Druckfestigkeit des Samens bei der Quellung am meisten beansprucht. Lässt man einen nicht zu dünnen Querschnitt der Spaltfrucht in Wasser quellen, so nimmt der Dickendurchmesser des Endosperms (Richtung *a*—*b*) um 28 %, die Breite desselben dagegen blos um 11 % zu. Die Stellung der beiden Gewölbe entspricht also ganz der Richtung, in welcher der Erddruck beim Quellen des im Boden befindlichen Samens sein Maximum erreicht. Ein Blick auf die Abbildung lehrt uns dann ferner, dass die erwähnten Curven zugleich auch die Zuflussrichtung der gelösten Reservestoffe zum Keimling bezeichnen. Es leuchtet ein, dass hierdurch die Entleerung des Endosperms beim Keimungsprocesse ganz wesentlich erleichtert wird. — Nach all dem Gesagten liegt hier demnach einer der Fälle vor, in welchen ein und dasselbe Curvensystem zugleich eine mechanische und eine ernährungsphysiologische Bedeutung hat.

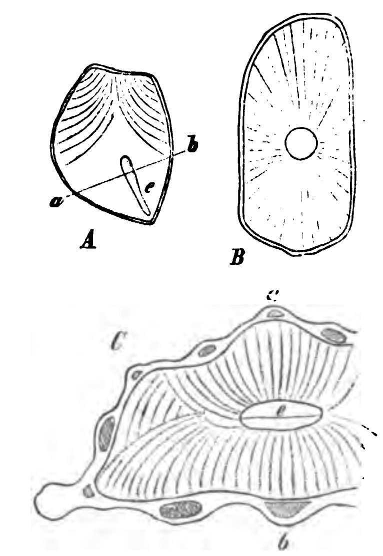


Fig. 151. *A* Tangentialer Längsschnitt durch den Samen von Iris sp., *e* Embryo. V. 5. *B* Querschnitt durch den Samen derselben Iris, geführt in der Richtung *a*—*b* (*A*). V. 14. *C* Querschnitt durch die Spaltfrucht von Anethum Sova; *e* Embryo. In allen 3 Figuren ist der Verlauf der Zellreihen des Endosperms schematisch angegeben.

In Fig. 151 *A* ist der tangentiale Längsschnitt eines Irissamens dargestellt

Im unteren, spitz zulaufenden Theile des Samens liegt der Embryo (*e*); im oberen, wie abgestutzten Theile sind die längsgestreckten und stark verdickten Endospermzellen in Curvèn angeordnet, welche von oben schief abwärts nach beiden Seiten hin verlaufen. Eine ernährungsphysiologische Bedeutung kommt selbstverständlich diesen Curven nicht zu; dieselben kreuzen sich ja mit jenen Richtungen, welche die gelösten Reservestoffe auf ihrer Wanderung zum Embryo einschlagen. Ihre Bedeutung kann demnach nur eine mechanische sein. Wenn wir dann durch jenen Theil des Samens, in welchem der Embryo steckt, einen Querschnitt führen (etwa in der Richtung *a*—*b*), so erhalten wir die in Fig. 151 *B* dargestellte Ansicht. Die Zellreihen strahlen radienartig vom Embryo aus und schneiden so unter den verschiedensten Winkeln die Umrisslinie des Querschnitts. Ein mechanisches Princip spricht sich in dieser Reihenbildung nicht aus. Denn nach dem Principe der Gewölbeconstruction müssten die Reihen nach beiden Seiten hin bogig verlaufen; in Wirklichkeit sind sie jedoch vollkommen gerade. Dieser Verlauf der Zellreihen entspricht dagegen den Anforderungen der Stoffleitung, indem so die aufgelösten Reservestoffe auf kürzestem Wege dem Embryo zugeführt werden. — Im Endosperm von Iris lassen sich demnach zwei räumlich getrennte Curvensysteme unterscheiden, von welchen das eine, das auf dem tangentialen Längsschnitt erscheint, eine mechanische Rolle spielt, während das andere, welches am Querschnitt des Samens sichtbar wird, in ernährungsphysiologischer Hinsicht zu deuten ist.

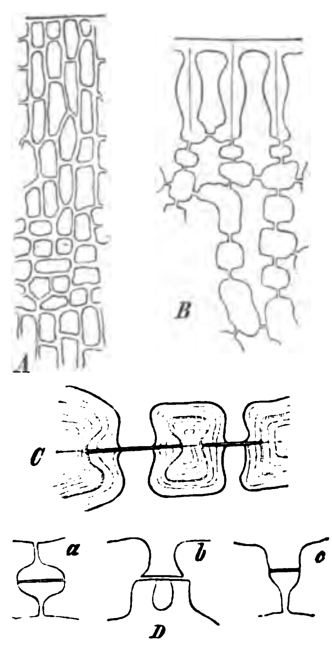


Fig. 152. *A* Theil eines radialen Längsschnittes durch das Endosperm von Siler trilobum. *B* Peripherer Theil eines Querschnittes durch den Samen von Polygonatum vulgare. *C* Stark verdickte, deutlich geschichtete Zellwand aus dem Endosperm von Fritillaria imperialis mit zwei Tüpfeln. V. 510. *D* Tüpfel der Zellwände des Endosperms von Fritillaria imperialis. V. 500.

In manchen Samen sind die gestreckten Zellen des Endosperms senkrecht zur Oberfläche des Samens, d. i. palissadenförmig gestellt. So sieht man z. B. auf einem Querschnitt des Samens von Polygonatum vulgare (Fig. 152 *B*), welcher zugleich den Querschnitt des Keimlings enthält, die peripheren Zellen des Endosperms als Palissaden entwickelt. Gegen innen zu geht aber die gestreckte Form der Zellen bald in die isodiametrische über. Die palissadenförmige Ausbildung der äusseren Zellen kann hier blos eine mechanische und keine mit der Stoffleitung zusammenhängende Bedeutung haben. Denn 1) sind die peripheren Zellen gestreckt, an deren Leitungsvermögen die niedrigsten Ansprüche gestellt werden, während nach innen zu, wo sich die Ansprüche steigern, die Zellen von isodiametrischer Form sind; und 2) zeigen die zahlreichen Tüpfel an den Längs- oder Seitenwänden der Palissadenzellen, dass bei der Keimung auch in der Querrichtung ein lebhafter Stoffverkehr stattfindet. Blos die äusserste

Zellschicht besitzt an den Seitenwänden keine oder nur spärliche Tüpfel. Dies hat aber offenbar einen mechanischen Zweck; es soll eine Schwächung der Seitenwände der äussersten Zellschicht vermieden werden, weil diese Lage als schützende »Hartschicht« des Samens fungirt.

Im Endosperm der flachen Samen von Siler trilobum sind auf beiden Seiten die Zellen der äusseren 4—5 Schichten palissadenförmig entwickelt (Fig. 152 *A*). Die Zellen der Mittelschicht dagegen sind isodiametrisch oder häufig auch tangential gestreckt. Da überdies die ziemlich verdickten Seitenwände der Palissadenzellen ganz ungetüpfelt sind, so schlagen die Reservestoffe bei der Entleerung des Endosperms unzweifelhaft zunächst eine zur Oberfläche des Samens senkrechte Richtung ein, gelangen so in die Mittelschicht und werden von dieser erst dem keimenden Embryo zugeleitet. Die verschiedenen Richtungen der Stoffleitung sind hier demnach ganz ähnliche, wie in einem auf beiden Seiten mit Palissadengewebe versehenen Laubblatte[12]).

Bisher sind blos jene Speichergewebe für plastische Baustoffe berücksichtigt worden, deren Inhalt zur Entwickelung ganzer Individuen oder Sprossgenerationen verwendet wird. Nun giebt es aber hin und wieder auch locale Speichergewebe, deren Inhaltsstoffe blos bestimmten Organen oder Geweben zu gute kommen. Hierher gehören z. B., wie Heine[13]) gezeigt hat, die sogenannten Stärkescheiden einzelner Fibrovasalstränge (Monocotylen) oder ganzer Bündelkreise (Dicotylen), sofern sie nicht zufolge ihres Gehaltes an feinkörniger Wanderstärke zum Leitparenchym zu rechnen sind. Die hier in Betracht kommenden einschichtigen Stärkescheiden zeichnen sich durch eine grosse Unbeweglichkeit der in ihnen enthaltenen Stärke aus, welche auch verhältnissmässig grosskörnig wird und erst dann für immer verschwindet, wenn die Zellwände der unmittelbar an die Scheide angrenzenden Baststränge ihre definitive Ausbildung, resp. Verdickung erfahren. Die Stärkescheide ist so ein locales Speichergewebe, welches den grossen und rasch eintretenden Bedarf der sich simultan ausbildenden Baststränge an Kohlehydraten zu decken bestimmt ist.

Ebenso sind nach Tschirch und Holfert die sog. Nährschichten[14]) der Samenschalen zur Zeit des Reifungsprocesses nichts anderes als ein locales Speichergewebe, das reichlich Stärke führt und in der Nachbarschaft jener Zelllagen angelegt wird, welche zu dickwandigen »Hartschichten« oder zu Quellschichten werden. Die zur Verdickung der Zellwände nothwendigen Baustoffe werden dann aus der meist zahlreiche Zelllagen bildenden Nährschicht bezogen, welche nach vollständiger Ausbildung der Samenschale gänzlich entleert ist. Sie obliterirt dann gewöhnlich und besteht in reifen Samen aus stark zusammengepressten, zerknitterten Zellwänden. In typischer Ausbildung treten die Nährschichten z. B. bei den Papilionaceen und Cruciferen auf.

IV. Das Speichersystem der Thallophyten [15].

Dass bei den Algen kein eigentliches Wassergewebe zur Ausbildung gelangt, ist begreiflich. Die im Bereich von Ebbe und Fluth lebenden Meeresalgen sind durch die wasserhaltende Kraft ihrer Schleimüberzüge hinreichend gegen Austrocknung geschützt. Auch die Gallertschichten der Gloeocapsa-Arten, die Gallertklumpen, in denen die Nostoc-Fäden eingebettet sind, stellen Wasserreservoire vor, die den betreffenden Arten das Landleben ermöglichen.

Ein Speichersystem für plastische Baustoffe ist zuerst von Wille bei einigen Florideen, später von Hansteen und Hansen auch bei Phäophyceen nachgewiesen worden. Das bei Pelvetia, Fucus, Sargassum u. a. Fucaceen zwischen dem peripheren Assimilationssystem und dem centralen Leitungssystem gelegene, aus einer grösseren Anzahl von Zellschichten bestehende Gewebe, das von den Phycologen als »Innenrinde« oder »primäre Rinde« bezeichnet wird, ist nichts anderes als ein Speichergewebe, das aus relativ weitlumigen, isodiametrischen Zellen besteht; ihre mehr minder verdickten Wände sind mit zahlreichen Tüpfeln versehen, deren Schliesshäute fein porös sind. Als Inhalt giebt Hansteen für Fucus serratus ein in Körnchenform auftretendes besonderes Kohlehydrat an, welches er Fucosan nennt. Bei Dictyota dichotoma repräsentirt in den Flachsprossen die aus einer einzigen Zelllage bestehende »Markschicht« das Speichergewebe. In den Rundsprossen ist es mehrschichtig. Als Inhalt hat Hansen in der Mitte jeder Zelle eine Gruppe von grossen Fetttropfen beobachtet, welche durch eine Plasmaansammlung miteinander verbunden sind. Zahlreiche Plasmafäden strahlen von ihr aus gegen die Wand zu. Der Entleerung dieses Speichergewebes bei der Bildung von Adventivsprossen und Fortpflanzungsorganen geht eine Emulgirung der grossen Fetttropfen in zahllose kleine Tröpfchen voraus.

Bei den Pilzen scheint eigentliches Wassergewebe nicht vorzukommen, wenn nicht etwa die blasenförmigen grossen »Cystiden« der Hymenialschicht verschiedener Hymenomyceten (Coprinus-Arten), denen Brefeld und Wettstein eine mechanische Rolle beim Auseinanderdrängen und -halten der Lamellen zuschreiben, auch als Wasserreservoire fungiren. Aus typischem Speichergewebe für plastische Baustoffe besteht das »Mark« der Sclerotien, das entweder aus einem dichten Hyphengeflecht oder, wie z. B. bei Claviceps, aus Pseudoparenchym besteht. Die aufgespeicherten Reservestoffe erscheinen entweder in Form von stark verdickten, gelatinösen Zellmembranen, oder in Form von Fettanhäufungen, neben denen dann stets auch mehr oder minder reichlich Plasma auftritt. Die Entleerung der Sclerotien bei Entstehung und Weiterentwickelung der Fruchtkörper geht in ähnlicher Weise vor sich wie bei den höher entwickelten Pflanzen. Bei Claviceps purpurea verschwindet nicht blos das fette Oel, auch die etwas verdickten Zellwände werden dünner und schliesslich ganz zart.

Anmerkungen.

1) W. Pfitzer, Ueber die mehrschichtige Epidermis etc., Pringsheim's Jahrbücher f. wissensch. Bot. Bd. VIII; M. Westermaier, Ueber Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesystems, Pringsheim's Jahrbücher, XIV. Bd. p. 43 ff.; M. Treub, Sur le Myrmecodia echinata Gaudich. Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, III. Bd. 1883; Derselbe, Nouvelles recherches sur le Myrmecodia de Java, ebenda, VII. Bd. 1888; G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887; E. Heinricher, Histologische Differenzirung in der pflanzlichen Oberhaut, Mittheil. des naturw. Vereins für Steiermark, 1886; Rich. Hintz, Ueber den mechanischen Bau des Blattrandes mit Berücksichtigung einiger Anpassungserscheinungen zur Verminderung der localen Verdunstung, Nova Acta d. L.-C. Akademie, Bd. LIV. 1889; G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, III. Das Wassergewebe der Laubmooskapsel, Jahrb. f. wiss. Bot. 17. Bd. 1886; A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888; Derselbe, Die indomalayische Strandflora, 1891; K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, I. Th. III. Die Epiphyten, Marburg 1889; Caj. Lippitsch, Ueber das Einreissen der Laubblätter der Musaceen, Oesterr. bot. Zeitschrift 1889; G. Haberlandt, Anatomisch-physiol. Untersuchungen über das tropische Laubblatt I. Ueber die Transpiration einiger Tropenpflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissensch. Bd. CI Abth. I, 1892.

2) B. Frank, Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime, Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. V 1865.

3) G. Marktanner-Turneretscher, Zur Kenntniss des anatomischen Baues unserer Loranthaceen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, XCI Bd. I. Abth. 1885.

4) W. Hofmeister, Ueber die zu Gallerte aufquellenden Zellen der Aussenfläche von Samen und Pericarpien, Sitzungsber. der k. sächs. Acad. d. Wiss., phys. Cl. Bd. X. 1858. G. Haberlandt, Die Schutzeinrichtungen in der Entwickelung der Keimpflanze, Wien 1887, p. 11, 12. G. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, I. Bd. p. 536 ff.

5) J. Vesque, L'espèce végétale considérée au point de vue de l'Anatomie comparée, Annales des Sc. nat. Bot. 6. Serie T. XIII 1882; Derselbe, Essai d'une monographie anatomique et descriptive de la tribu des Capparées, ebenda, 6. S. T. XIII 1882; P. Krüger, Die oberirdischen Vegetationsorgane der Orchideen in ihren Beziehungen zu Klima und Standort Flora 1883, p. 435 ff.; E. Heinricher, Ueber einige im Laube dicotyler Pflanzen trockenen Standortes auftretende Einrichtungen etc. Bot. Centralblatt Bd. 22. 1885; L. Kny und A. Zimmermann, Die Bedeutung der Spiralzellen von Nepenthes, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft, III. Bd. 1885.

6) A. F. W. Schimper, Die epiphytische Vegetation Amerikas, Jena 1888 p. 41, 42; E. Heinricher, Ueber einen eigenthümlichen Fall von Umgestaltung einer Oberhaut und dessen biologische Deutung, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, XCIX. Bd. I. Abth. 1890.

7) C. Nägeli, Die Stärkekörner, Pflanzenphys. Untersuchungen, herausgeg. von Nägeli und Cramer, Heft 2, Zürich 1858; Derselbe, Ueber die chemische Zusammensetzung der Stärkekörner und Zellmembranen, Bot. Mittheilungen von C. Nägeli 1863; Derselbe, Ueber die chemische Verschiedenheit der Stärkekörner, Bot. Mitth. 1863; Derselbe, Das Wachsthum der Stärkekörner durch Intussusception, Bot. Ztg. 1881; Brown und Heron, Beiträge zur Geschichte der Stärke und der Verwandlungen derselben, Liebig's Annalen der Chemie Bd. 199 1879; A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Entstehung der Stärkekörner, Bot. Ztg. 1880; Derselbe, Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner, Bot. Ztg. 1881; E. Strasburger, Ueber den Bau und das Wachsthum der Zellhäute, Jena 1882; Dafert, Zur Kenntniss der Stärkearten, Landwirthsch. Jahrbücher 1885; Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Stärkegruppe, ebenda 1886; Arthur Meyer, Ueber die wahre Natur der Stärkecellulose Nägeli's, Bot. Ztg. 1886; Derselbe, Ueber Stärkekörner, welche sich mit Jod roth färben, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 4. Bd. 1886; C. Mikosch, Untersuchungen über den Bau der Stärkekörner, Wien, 1887; G. Krabbe, Untersuchungen

über das Diastaseferment, Pringsheim's Jahrb. Bd. 21 1890; A. Binz, Beiträgé zur Morphologie und Entstehungsgeschichte der Stärkekörner, Flora 1882; A. Dodel, Beitrag zur Morphologie und Entwickelungsgeschichte der Stärkekörner von Pellionia Daveauana, Flora 1892; O. Bütschli, Ueber den feineren Bau der Stärkekörner, Verhandlungen des naturhist. med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. V. Heft 1; Arthur Meyer, Untersuchungen über die Stärkekörner, Wesen und Lebensgeschichte der Stärkekörner der höheren Pflanzen, Jena 1895. Letzteres Werk enthält eine sehr vollständige Litteraturübersicht.

8) J. Sachs, Zur Keimungsgeschichte der Dattel, Bot. Ztg. 1862; M. J. Godfrin, Recherches sur l'anatomie comparée des cotyledons et de l'albumen, Annales des sc. nat. Bot. 7. S. T. XIX 1884; E. Heinricher, Zur Biologie der Gattung Impatiens, Flora 1888; Reiss, Ueber die Natur der Reservecellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen, Landw. Jahrb. Bd. 18, 1889; E. Schulze, Ueber die stickstofffreien Reservestoffe einiger Leguminosensamen, Ber. der deutsch. bot. Ges. 1889; H. Nadelmann, Ueber die Schleimendosperme der Leguminosen, Pringsheim's Jahrbücher Bd. 21; E. Schaar, Die Reservestoffbehälter der Knospen von Fraxinus excelsior, Sitzungsberichte der Wiener Akademie Bd. 99. I. Abth.

9) J. Sachs, Ueber die Sphärokrystalle des Inulins etc., Bot. Ztg. 1864, p. 25 ff.; Prantl, Das Inulin, München 1870; Dragendorff, Materialien zu einer Monographie des Inulins, Petersburg 1870.

10) F. Cohn, Ueber Proteinkrystalle in den Kartoffeln, Jahrb. der schles. Gesellsch. f. vaterl. Cultur, 1858, p. 72 ff.; C. Nägeli, Ueber d. krystallähnlichen Proteinkörper und ihre Verschiedenheiten von wahren Krystallen, Sitzungsber. d. k. bair. Academie der Wissensch. 1862, Bd. II; A. F. W. Schimper, Ueber die Proteinkrystalle der Pflanzen, Strassburg 1879; E. Heinricher, Ueber massenhaftes Auftreten von Krystalloiden in Laubtrieben der Kartoffelknolle, Berichte der deutsch. bot. Gesellschaft 1891; A. Zimmermann, Ueber Proteinkrystalloide, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Bd. I und II; G. Stock, Ein Beitrag zur Kenntniss der Proteinkrystalle, Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VI 1892.

11) Th. Hartig, Ueber das Klebermehl, Bot. Ztg. 1855, p. 881; W. Pfeffer, Untersuchungen über die Proteinkörner und die Bedeutung des Asparagins beim Keimen der Samen, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. VIII. Bd. p. 419 ff.; J. H. Wakker, Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzellen, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XIX; F. Werminski, Ueber die Natur der Aleuronkörner, Berichte der d. bot. Ges. 1888; A. Tschirch, Die Kalkoxalatkrystalle in den Aleuronkörnern der Samen und ihre Function, Bot. Centralblatt, Bd. 31; Fr. Lüdtke, Beiträge zur Kenntniss der Aleuronkörner, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XXI; G. Haberlandt, Die Kleberschicht des Grasendosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe, Bericht der d. bot. Ges. 1890.

12) Vgl. W. Hirsch, Welche Einrichtungen bestehen behufs Ueberführung der in dem Speichergewebe der Samen niedergelegten Reservestoffe in den Embryo bei der Keimung? Berichte der d. bot. Ges. 1890. In diesem Aufsatze wird das von mir bereits in der 1. Aufl. dieses Buches angegebene Bauprincip der Speichergewebe für plastische Baustoffe, speciell des Endosperms, durch eine Anzahl neuer Beispiele bestätigt, ohne dass der Verf. auch nur mit einem Worte andeuten würde, dass das wesentlichste Ergebniss seiner Untersuchungen sechs Jahre vorher schon von mir mitgetheilt worden ist.

13) H. Heine, Ueber die physiologische Function der Stärkescheide, Berichte der d. bot. Ges. III. Bd. 1885.

14) A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, p. 459; J. Holfert, Die Nährschicht der Samenschale, Flora 1890.

15) N. Wille, Bidrag til Algernes physiologiske Anatomi, K. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 11, Stockholm 1885; B. Hansteen, Studien zur Anatomie und Physiologie der Fucoideen, Pringsheim's Jahrbücher, 24. Bd. 1892; A. Hansen, Ueber Stoffbildung bei den Meeresalgen, Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, II. Bd. 1893; A. de Bary, Vergl. Morphologie und Biologie der Pilze, p. 31 ff.



Neunter Abschnitt.

Das Durchlüftungssystem.

I. Allgemeines.

Jede Pflanze unterhält mit der Aussenwelt einen mehr oder minder lebhaften Gasaustasch. Beim Athmungsprocesse wird Sauerstoff verbraucht und Kohlensäure ausgeschieden; bei dem in grünen Pflanzentheilen sich abspielenden Assimilationsprocesse wird umgekehrt Kohlensäure aufgenommen und Sauerstoff an die Umgebung abgegeben; in einzelnen Fällen bedingt der Stoffwechsel auch die Ausscheidung anderer Gase, wie des Wasserstoffs und Schwefelwasserstoffs. Schliesslich geben alle von der Luft umspülten Pflanzentheile Wasserdampf ab, zu welchem sich bei verschiedenen Pflanzen auch Dämpfe von ätherischen Oelen und anderen flüchtigen Stoffen gesellen.

Die Lebhaftigkeit des Gasaustausches hängt ceteris paribus von der Grösse der den Gasaustausch vermittelnden Oberfläche der Pflanze ab. Bei den mikroskopisch kleinen, einzelligen Pflanzenformen ist, selbst im Falle dieselben kugelförmig*) sind, das Verhältniss der Oberfläche zum Volumen ein so günstiges, dass alle auf eine Vergrösserung der Oberfläche abzielenden Einrichtungen überflüssig sind. Je grösser aber die Pflanzenformen werden, desto nothwendiger wird auch die Oberflächenvergrösserung, welche zunächst schon durch eine mehr oder minder reichliche Verzweigung der Pflanzengestalt erreicht wird. Auf diese Weise genügt bis zu einem nicht allzu grossen Volumen noch immer die äussere Oberfläche der Pflanze zur Vermittelung und Regelung ihres Gasaustausches. Bei allen höher entwickelten Pflanzen reicht aber zu diesem Zwecke selbst bei der ausgiebigsten Verzweigung die äussere Oberflächenentfaltung nicht aus und so kommt es im Innern der Pflanzentheile zur Ausbildung eines Maschenwerkes von lufterfüllten Hohlräumen und Canälen, welche für die angrenzenden Zellen dasselbe sind, wie für die oberflächlich gelegenen Zellen die äussere Atmosphäre. Auf diese Weise entsteht in Folge des Princips der Oberflächenvergrösserung das Durchlüftungssystem.

Für die Art der Abgabe und Aufnahme eines Gases seitens einer lebenden Zelle ist es natürlich gleichgiltig, ob die betreffende Zelle im Innern der Pflanze

*) Bekanntlich repräsentirt bei gegebenem Volumen die Kugelgestalt die geringste Oberflächenentfaltung.



an einen lufterfüllten Intercellularraum grenzt, oder ob sie bei oberflächlicher Lagerung unmittelbar mit der äusseren Atmosphäre im Contact ist. In beiden Fällen müssen die Gase durch imbibirte Membranen passiren, der Gasaustausch kann also nur auf diosmotischem Wege vor sich geben. Nachdem wir aber das Durchlüftungssystem als einen integrirenden Bestandtheil des Pflanzenleibes ansehen, so müssen wir, wenn von dem Modus des Gasaustausches gesprochen wird, die Pflanze als Ganzes betrachten; wir können dann, wenn das Durchlüftungssystem Ausführungsgänge, Pneumathoden besitzt, zwei Arten des Gasaustausches unterscheiden: einen osmotischen und einen freien Gasdurchgang[1]).

Dieser letztere wird in der Regel durch Diffusion erfolgen, so vor Allem beim Athmungs-, und beim Assimilationsgaswechsel, er kann aber auch auf Massenbewegung, auf Effusion, beruhen, wenn sich in der äusseren Atmosphäre Temperatur- oder Druckschwankungen geltend machen, oder wenn bei Biegungen der Pflanzentheile durch den Wind die Weite der Durchlüftungsräume Veränderungen erleidet. Dasselbe gilt für die Bewegung der Gase in den Durchlüftungsräumen selbst.

Man war früher auf Grund der Versuche von Boussingault, Mangin u. A. geneigt anzunehmen, dass in von atmosphärischer Luft umspülten Pflanzenorganen, speciell in Laubblättern, der Gaswechsel nicht blos durch das Durchlüftungssystem und seine Ausführungsgänge vermittelt werde, sondern dass in Folge der Durchlässigkeit der cuticularisirten Zellwände für Kohlensäure und Sauerstoff auch der diosmotische Durchtritt dieser Gase durch die Epidermis für den normalen Gaswechsel von Bedeutung sei. Durch die neueren Untersuchungen von Stahl und Blackmann ist aber festgestellt worden, dass dieser cuticulare Assimilations- und wohl auch der Athmungsgaswechsel gegenüber dem stomatären Gaswechsel, welcher durch Ausgangsöffnungen des Durchlüftungssystems vermittelt wird, unter den in der freien Natur gegebenen Verhältnissen fast gar nicht in Betracht kommt. Es herrscht hier in dieser Beziehung ein ähnliches Verhältniss wie zwischen cuticularer und stomatärer Transpiration (vgl. S. 132). Dadurch gewinnt das Durchlüftungssystem mit seinen Ausgangsöffnungen für die von atmosphärischer Luft umgebenen Theile der Landpflanzen eine erhöhte Bedeutung.

Die submers oder in nassem Erdreich vegetirenden Pflanzenorgane sind in Bezug auf ihren Gaswechsel entweder darauf angewiesen, dass ihr Durchlüftungssystem mit jenem anderer Organe in Verbindung steht, welche von Luft umgeben sind und Pneumathoden besitzen, oder sie unterhalten mit dem umgebenden Medium einen directen Gaswechsel, dessen Langsamkeit die Ausbildung grosser Luftreservoire im Innern der betreffenden Pflanzenorgane nothwendig macht.

Das Durchlüftungssystem besteht in der Regel blos aus lufterfüllten Intercellularräumen, welche ein zusammenhängendes System bilden und ihrer Function entsprechend alle übrigen Gewebesysteme, die auf einen Gaswechsel der Athmung oder specieller Aufgaben halber Anspruch erheben, durchziehen und durchdringen. Dazu kommen dann die mannigfach gebauten Ausgangsöffnungen des Systems, die Pneumathoden. — In der Mehrzahl der Fälle stellt sich also jedes Gewebe, wie z. B. das Assimilationsgewebe, seine erforderlichen Durchlüftungsräume durch Auseinanderweichen der Zellen selbst her. In gewissen Fällen dagegen, namentlich dann, wenn es sich um die Ausbildung grösserer

Luftreservoire handelt, wird die Herstellung intercellularer Durchlüftungsräume zur alleinigen Aufgabe, oder wenigstens zur Hauptfunction einer ganz bestimmten Gewebeart, die man als Durchlüftungsgewebe oder Aërenchym bezeichnen kann.

II. Die Durchlüftungsräume und Durchlüftungsgewebe.

A. Die Form und Wandbeschaffenheit der Durchlüftungsräume.

Damit die Durchlüftungsräume der Pflanze ihren Zweck erfüllen, müssen sie vor Allem ein zusammenhängendes System bilden. Die Vertheilung dieses Systems ist im Allgemeinen eine solche, dass jede Zelle des zu durchlüftenden Gewebes an lufterfüllte Intercellularräume grenzt. Im Uebrigen richtet sich sowohl die Vertheilung der Durchlüftungsräume, wie auch ihre quantitative Ausbildung ganz nach den Bedürfnissen und Functionen der betreffenden Gewebe und Pflanzentheile.

Im Allgemeinen können die Durchlüftungsräume in Form von Canälen, Lücken und Spalten ausgebildet sein.

Im gewöhnlichen Parenchym mit isodiametrischen Zellen bilden die Interstitien enge Canäle, welche längs der abgerundeten Zellkanten verlaufen und so ein engmaschiges, allseits sich ausbreitendes Netzwerk vorstellen. Im Palissadengewebe grenzt jede Zelle an mehrere ihrer Längsachse parallel verlaufende Canäle, welche an der Grenzfläche zweier Palissadenzellschichten miteinander communiciren. Wenn gestreckte Zellen reihenweise hintereinander liegen, dann kommen häufig sehr lange, längs der Zellkanten verlaufende Luftcanäle zu Stande, wie z. B. im Laubblatte von Elodea canadensis, Galanthus nivalis, Leucojum aestivum und in der inneren primären Rinde vieler Wurzeln. Wenn diese das betreffende Organ der Länge nach durchziehenden Canäle besonders weit sind, so bilden sie jene grossen Luftgänge, die bei so vielen Sumpf- und Wasserpflanzen sämmtliche vegetativen Organe durchziehen.

In Form von communicirenden Lücken treten die Durchlüftungsräume hauptsächlich im Schwammparenchym der Laubblätter auf. Die einzelnen Zellen sind meist von vielarmiger Gestalt, und da sie blos mit den Enden ihrer armförmigen Aussackungen in wechselseitiger Verbindung stehen, so kommt ein System von lückenförmigen Hohlräumen zu Stande. Den Luftgängen analog sind die grossen polyëdrischen Luftkammern, wie solche z. B. in den Blättern von Pistia, Pontederia und in den Wasserlinsen vorhanden sind.

Wenn die Durchlüftungsräume Spalten bilden, so können dieselben, sowie die Canäle und Lücken, entweder zwischen den einzelnen Zellen auftreten oder ganze Gewebelamellen von einander trennen. Ersteres ist z. B. in den Blättern verschiedener Myrtaceen der Fall, ferner bei Scirpus-Arten und bei Cladium Mariscus. In den Blättern der letztgenannten Pflanze grenzen die tafelförmigen Chlorophyllzellen mit ihren quergestellten Grundflächen grösstentheils an Intercellularspalten und stehen hier nur mittelst kleiner runder Felder in wechselseitiger Berührung. In Form von grösseren Intercellularspalten tritt

das Durchlüftungssystem häufig im Assimilationsgewebe auf, z. B. in den Blättern von Pinus, Abies und Cryptomeria; ferner in vielen Monocotylenblättern.

Wenn auch die Ventilationsräume der Pflanzen häufig ganz isolirte Gänge, Lücken oder Spalten zu bilden scheinen, so sind doch in den allermeisten Fällen offene Communicationswege vorhanden, welche einen freien Gasaustritt aus dem einen Raum in den andern hinüber gestatten. Freilich sind diese Verbindungscanäle oft sehr eng und entziehen sich leicht der Beobachtung.

Die an die Intercellularräume angrenzenden Wandungstheile der betreffenden Zellen sind in der Regel dünn und nur in unmittelbarer Nähe der Pneumathoden, speciell der Spaltöffnungen, nicht selten von einer Cuticula überzogen. Weit allgemeiner ist die Auskleidung der Intercellularen mit einer durch Spaltung der Mittellamellen entstandenen ganz dünnen Schicht von Pectinstoffen, aus welchen auch die im Parenchym der Blattstiele zahlreicher Farne von Luerssen[2]) beobachteten Warzen und Stäbchen bestehen, die mehr oder minder weit in die Intercellularen hineinragen, oder dieselben auch ganz durchqueren.

B. Die Beziehungen zwischen Ausbildung und Function der Durchlüftungsräume und -gewebe.

1. Die Beziehungen zur Athmung. Am klarsten werden sich die Beziehungen zwischen der Ausbildung des Durchlüftungssytems und dem Athmungsprocesse natürlich in nichtgrünen oder wenigstens chlorophyllarmen Geweben und Organen aussprechen, weil ihr Gaswechsel ausschliesslich oder doch vorwiegend ein Athmungsgaswechsel ist. Energisch athmende Pflanzentheile sind zwar stets mit einem wohl ausgebildeten Durchlüftungssystem verseben, doch lässt sich eine durchgreifende Proportionalität zwischen der Energie der Athmung und der quantitativen Ausbildung der Durchlüftungsräume nicht nachweisen.

In jungen, rasch wachsenden und deshalb auch energisch athmenden Pflanzentheilen sind die luftführenden Intercellularräume schon zu einer Zeit entwickelt, in welcher die eigentliche Gewebedifferenzirung noch lange nicht begonnen hat. In manchen Fällen, besonders bei Wurzeln, reichen die Durchlüftungscanäle bis tief in das Urmeristem der Vegetationsspitzen hinein (Fig. 18). Zuweilen hat das Athmungsbedürfniss noch jugendlicher Pflanzenorgane specielle Anpassungen im Gefolge. Ein interessantes Beispiel bilden in dieser Hinsicht die noch jungen, eingerollten Blattwedel eines in feuchten Waldschluchten Westjavas nicht seltenen Farnes, Nephrodium stipellatum Hk., welcher mit einer mehrere Millimeter dicken gallertigen Schleimschicht überzogen sind[3]). Der Schleim wird von kurzen Köpfchenhaaren abgesondert und stellt wahrscheinlich eine Schutzeinrichtung vor. Da die dicke Schleimschicht die Athmung der jungen, wachsenden Blattwedel stark behindern würde, so wird sie stellenweise von pfriemen- oder zäpfchenförmigen, bis zu 5 mm langen Athmungsorganen durchbrochen, welche im oberen Theile des eingerollten Blattes neben den Insertionsstellen der Fiederblattstiele entstehen, am unteren unbelaubten Theile des Wedelstieles in zwei Längsreihen angeordnet und mit schildförmigen Anhängseln von noch zweifelhafter Function versehen sind. Schon die weisse Farbe dieser »Athemzäpfchen« deutet auf ihren spongiösen Bau hin; sie bestehen aus einem schwammzellähnlichen

Aërenchym mit grossen Durchlüftungsräumen, welche durch überaus zahlreiche Spaltöffnungen mit der äusseren Atmosphäre communiciren. Die Wände des Aërenchyms sind mit sehr zahlreichen knötchen- und kurz-stäbchenförmigen Verdickungen versehen, welche in die Intercellularräume hineinragen. Da diese letzteren mit den Durchlüftungscanälen des Wedelstieles in directer Verbindung stehen, so kann über die Bedeutung der geschilderten Organe als Athemzäpfchen wohl kein Zweifel herrschen.

Ueber das Aërenchym der »Athemwurzeln« verschiedener Sumpf- und Wasserpflanzen wird des Zusammenhanges halber erst weiter unten gesprochen werden.

2. Die Beziehungen zur Assimilation. In den mit einer typischen Epidermis versehenen Assimilationsorganen der Landpflanzen erfolgt der Gasaustausch des Assimilationsgewebes, die Aufnahme der Kohlensäure und Ausscheidung des Sauerstoffes so gut wie ausschliesslich vermittelst des Durchlüftungssystems. Auch die unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Palissadenzellen beziehen die Kohlensäure aus den angrenzenden Intercellularräumen und nicht durch Vermittelung der Epidermis. Aus diesem Grunde grenzen die Assimilationszellen stets mit einem Theile ihrer Wandungen an Durchlüftungsräume; im Palissadengewebe sind dies mehr oder minder breite Streifen der Längswände, an denen häufig die Chlorophyllkörner sitzen, während die Fugenwände davon entblösst sind. Diese Bevorzugung der an die Intercellularen grenzenden Wandungstheile seitens der Chloroplasten lässt sich schon an den subepidermalen Palissadenzellen ebenso deutlich beobachten, wie an den tiefer liegenden Schichten, und ist somit ein histologischer Beweis für die Richtigkeit der von Stahl und Blackmann[1]) auf experimentellem Wege gefundenen Thatsache, dass das Assimilationsgewebe in Bezug auf seinen Gaswechsel unter normalen Verhältnissen ganz auf das Durchlüftungssystem angewiesen ist. Von Stahl wurde dieser Satz auf die Weise festgestellt, dass er die Spaltöffnungen führende Unterseite der betreffenden Laubblätter (Prunus Padus, Ribes petraeum, Lonicera tatarica, Philadelphus coronarius, Impatiens-Arten) theilweise mit Cacaowachs verklebte und so die Zufuhr von Kohlensäure durch das Durchlüftungssystem unmöglich machte. Nach mehrstündiger Besonnung des Blattes wurde die Sachs'sche Jodprobe (vgl. S. 251) vorgenommen, bei welcher die mit Cacaowachs überzogene Blatthälfte eine gelbe Färbung annahm, also stärkefrei war, während die nicht bestrichene Blatthälfte in Folge ihres Stärkereichthums eine intensiv schwarzblaue Färbung zeigte. Wenn die unterseits vollständig mit Cacaowachs bestrichenen Blätter auf der Oberseite geritzt werden, so dass durch die Wunde eine offene Communication des Durchlüftungssystems mit der äusseren Atmosphäre hergestellt wird, so ist nach mehrstündiger Besonnung rings um die Wunde herum ein bedeutender Stärkegehalt des Assimilationsgewebes nachzuweisen. Dabei zeigt sich, dass, wenn die schwächeren Gefässbündel des Blattes mit der beiderseitigen Epidermis durch Leitparenchym verbunden sind, die Stärkebildung blos bis zu den nächsten Blattnerven heranreicht, welche demnach wie Dämme eine weitere Ausbreitung der Kohlensäure im Durchlüftungssystem verhindern.

Indem die Intercellularräume des Assimilationssystems häufig als hemmende Schranken dienen müssen, um die Auswanderung der Assimilationsproducte in



unvortheilhaften Richtungen unmöglich zu machen (vgl. S. 243), so ist diese Nebenfunction der Durchlüftungsräume für ihre Anordnung im assimilirenden Gewebe von hervorragender Bedeutung. Die so häufig wiederkehrende Neigung, Querspalten zu bilden, durch welche die auswandernden Assimilationsproducte verhindert werden, sofort die Längsrichtung durch das Blatt einzuschlagen, ist im Grunde nichts anderes, als ein Ausdruck des im Bau des Assimilationssystems zur Geltung kommenden Principes der möglichst raschen Stoffableitung, welches seine Herrschaft auch über das Durchlüftungssystem ausdehnt.

3. Die Beziehungen zur Transpiration. Wenn auch dem Transpirationsstrome als Vehikel für den Transport der Nährstoffe, welche die grüne Landpflanze aus dem Boden aufnimmt, nicht jene fundamentale Bedeutung zukommt, welche ihm seitens verschiedener Pflanzenphysiologen zugeschrieben wird, so lässt sich doch nicht leugnen, dass die Transpiration in jenen Klimaten, wo eine mehr oder minder ausgiebige Transpiration ohne die stets drohende Gefahr des Welkens und Austrocknens möglich ist, eines der Mittel vorstellt, durch welche die Pflanze eine Beschleunigung ihres Nährstofftransportes erzielt. In diesem Falle wird man daher unter Umständen auch Einrichtungen im inneren Bau der transpirirenden Organe, vor Allem der Laubblätter, erwarten dürfen, welche die Transpiration begünstigen. Solche Einrichtungen werden sich vor Allem im Bau des Durchlüftungssystems zeigen, dessen quantitative Ausbildung der Transpiration halber eine Steigerung erfahren kann, welche überflüssig wäre, wenn für die Ausbildung der Durchlüftungsräume blos der Assimilations- und Athmungsgaswechsel in Betracht käme. Im typisch gebauten dorsiventralen Laubblatt ist es vor Allem das Schwammparenchym, welches abgesehen von seinen sonstigen Aufgaben (vgl. S. 247) als Transpirationsgewebe fungirt, weil die grösste Menge des vom ganzen Blatte ausgeschiedenen Wasserdampfes auf Rechnung dieses mit Intercellularräumen so reichlich ausgestatteten Gewebes zu setzen ist. — Anpassungen seitens der Pflanze an trockeneres oder feuchteres Klima machen sich deshalb sofort in der Ausbildung des Schwammparenchyms bemerkbar. Je mehr die Pflanze, um der Gefahr der Austrocknung zu entgehen, ihre Transpiration herabzusetzen genöthigt ist, desto kleiner werden die Luftlücken des Schwammparenchyms, desto geringer wird auch die Mächtigkeit desselben[4]). Auf diese Weise verringert sich im Innern der Laubblätter die transpirirende Oberfläche, wobei auch häufig eine Verringerung der äusseren Oberfläche der transpirirenden Organe nebenhergeht. — Wenn andererseits durch die klimatischen Verhältnisse die Intensität der Transpiration sehr herabgesetzt wird, wie z. B. an feuchten, schattigen Standorten, dann ist es für die Pflanze angezeigt, ihr Transpirationsgewebe recht mächtig auszubilden. Von diesem Gesichtspunkte sind wohl in erster Linie, wie auch Areschoug[5]) hervorhebt, jene Fälle des Blattbaues zu beurtheilen, in welchen das ganze Mesophyll des Blattes aus Schwammparenchym besteht.

Wenn in der Mehrzahl der Fälle die verschiedene quantitative Ausbildung des Durchlüftungssystems ausreicht, um eine Steigerung oder Verringerung der Transpiration zu erzielen, so giebt es doch einzelne Fälle, in welchen die Anpassung an trockenes Klima sogar zu einer ganz eigenartigen Anordnung und Vertheilung der Intercellularräume führt.

In der Regel grenzen die Palissadenzellen des Laubblattes an Längscanäle,

welche in die Durchlüftungsräume des Schwammparenchyms münden und wegen der Kürze des Weges einen verhältnissmässig raschen Gasaustausch ermöglichen. Bei verschiedenen australischen Pflanzen (Hakea, Restio, Kingia), ferner bei Olea europaea u. a., treten statt der Längscanäle gürtelförmig um die Zellen herumlaufende Intercellularräume auf, welche nur parallel der Oberfläche des Blattes, nicht aber in radialer Richtung communiciren. Von Tschirch[6]) wurde darauf hingewiesen, dass bei solcher Anordnung der Durchlüftungsräume der Wasserdampf, um vom Inneren des Blattes nach aussen zu gelangen, offenbar einen weit längeren Weg zurücklegen muss, indem er statt in gerader oder in wenig gewundener Linie in Zickzackbahnen das Gewebe durchzieht.

4. Die Durchlüftungseinrichtungen der Sumpf- und Wasserpflanzen. Wenn wir zunächst die vollständig submersen Wasserpflanzen ins Auge fassen, so sind dieselben wie die mit Kiemen versehenen Wasserthiere auf jenen osmotischen Gasaustausch mit dem umgebenden Medium angewiesen, welcher durch die spaltöffnungsfreie Oberfläche der betreffenden Organe vermittelt wird. Dieser Gaswechsel ist an und für sich ein sehr langsamer und so sehen wir, dass die submersen Wasserpflanzen dem daraus entspringenden Nachtheile auf zwei verschiedene Weisen zu begegnen trachten.

In directer Weise durch Vergrösserung der äusseren Oberfläche, was sich durch die so häufige Zertheilung der Blätter in feine Zipfel (Myriophyllum), bei Ouvirandra fenestralis durch die gitterartige Durchbrechung des Blattspreiten, in anderen Fällen durch Ausbildung zwar ungetheilter, aber sehr dünner Laubblattspreiten äussert (Elodea canadensis). Eine streng localisirte Oberflächenvergrösserung behufs Erleichterung und Beschleunigung des Gaswechsels, wodurch ein Analogon zu den thierischen Kiemen zu Stande kommt, hat Goebel[7]) an den Keimpflanzen von Euryale und Victoria beobachtet. Um die verkümmerte Hauptwurzel von Euryale herum tritt ein vierarmiges, verzweigtes, mit Haaren besetztes »Kiemenorgan« auf, welches zu Grunde geht, sobald die Keimpflanze selbst ins Wasser herausgetreten ist; die Annahme Goebel's, dass dieses Organ zur Sauerstoffaufnahme während der Keimung diene, hat jedenfalls viel für sich, wenn sie auch experimentell nicht begründet ist.

Auf indirecte Weise wird der Langsamkeit des osmotischen Gasaustausches bei submersen Pflanzen durch Ausbildung grosser Lufträume begegnet; es wird eine »innere Atmosphäre« geschaffen, mit welcher die verschiedenen Gewebe einen lebhaften Assimilations- und Athmungsgaswechsel unterhalten. In ersterer Hinsicht kommt in Betracht, dass die Kohlensäure aus dem umgebenden Wasser leichter in die Pflanze eindringt, als der langsamer diffundirende Sauerstoff austritt, und dass deshalb eine Erleichterung des Assimilationsgaswechsels gegeben ist, wenn der Austritt grösserer Sauerstoffmengen in grosse innere Lufträume möglich wird. In der That dringt aus den Schnittflächen assimilirender Sprosse von Myriophyllum, Ceratophyllum u. a. ein sauerstoffreicher Blasenstrom hervor, welcher in der Pflanzenphysiologie schon längst zur Demonstration der Kohlensäure-Assimilation benutzt wird. Was andererseits den Athmungsgaswechsel betrifft, so ist es wieder von Vortheil, wenn bei der langsamen Diosmose des im umgebenden Wasser gelösten Sauerstoffes den athmenden Pflanzentheilen ein inneres Sauerstoffreservoir zu Gebote steht, welches sie überdies von Schwan-

kungen im Sauerstoffgehalt des umgebenden Mediums bis zu einem gewissen Grade unabhängig macht.

Je grösser diese inneren Luftreservoire sind, desto weniger werden natürlich die betreffenden Pflanzen unter den Schwierigkeiten des directen Gasaustausches mit dem umgebenden Wasser zu leiden haben.

Nicht blos die submersen Wasserpflanzen, auch die Vergetationsorgane der Schwimmgewächse, ferner die aus dem Wasser hervorragenden Theile der Sumpfpflanzen sind zumeist mit grösseren Lufträumen ausgestattet, als die gewöhnlichen Landpflanzen. So hat z. B. schon Unger gefunden, dass die lufterfüllten Intercellularen im Blatt von Pistia texensis, einer Schwimmpflanze, 71,3 Volumprocente betragen, während sie in den Blättern von Brassica Rapa blos 17,5, von Begonia manicata 6,6 Volumprocente ausmachen. Obgleich die von atmosphärischer Luft umspülten Theile dieser Wasserpflanzen mit Spaltöffnungen versehen sind, sich in Bezug auf den Gaswechsel demnach genau so wie typische Landpflanzen verhalten, so erscheint es doch begreiflich, dass auch sie mit grossen Lufträumen versehen sind. Ihre Organisation ist eben auch für zeitweises Untergetauchtsein bei höherem Wasserstand oder heftigem Wellenschlage eingerichtet, wozu noch die häufigere Gefahr einer zeitweisen capillaren Verstopfung der Spaltöffnungen mit Wasser kommt. Bei Schwimmpflanzen haben die Lufträume überdies auch die Aufgabe, durch Verringerung des specifischen Gewichtes die Schwimmfähigkeit zu ermöglichen.

Die Herstellung der grossen Durchlüftungsräume der Sumpf- und Wasserpflanzen wird häufig einem parenchymatischen Gewebe übertragen, welches dieser seiner Hauptfunction zufolge als Aërenchym[8]) oder Luftgewebe zu bezeichnen ist. Schon die einschichtigen Parenchymlamellen, welche die Luftkammern und Luftcanäle in den Stengeln von Potamogeton- und Myriophyllum-Arten, von Papyrus, Scirpus lacustris, in den Sprossen von Lemna, in den Blattstielen von Pontederia crassipes, Trapa natans, der Nymphaeaceen u. a. als Zwischenwände begrenzen, können zum Aërenchym gerechnet werden. Diesem lamellösen Durchlüftungsgewebe steht das spongiöse gegenüber, mit welchem es übrigens durch mancherlei Uebergangsformen verbunden ist. Dasselbe ist besonders schön in den sogenannten Athemwurzeln verschiedener Sumpf- und Mangrovepflanzen ausgebildet, welchen nach den Untersuchungen von Goebel, Jost, Schenck und Karsten[9]) die Aufgabe zukommt, die submersen und namentlich die in sauerstoffarmem Schlamm vegetirenden Theile der Pflanze, denen sie entspringen, mit den zur Athmung nöthigen Sauerstoffmengen zu versehen. Zu diesem Behufe wachsen die Athemwurzeln, sei es in Folge von positivem Aërotropismus oder negativem Geotropismus, vertical aufwärts und ragen mehr oder minder hoch in die Luft empor. Indem hier ihr Durchlüftungssystem durch Pneumathoden mit der äusseren Atmosphäre communicirt, sind sie im Stande, für die Zufuhr von Sauerstoff zu den vorhin genannten Organen zu sorgen. Solche Athemwurzeln kommen z. B. bei Sonneratia, Avicennia, Laguncularia, Saccharum officinarum, bei verschiedenen Palmen, Pandaneen u. a. vor. Mit besonders mächtig und regelmässig ausgebildetem Aërenchym sind die Athemwurzeln verschiedener Jussiaea-Arten ausgerüstet, die namentlich Schenck genauer studirt hat. Das aus der primären Rinde hervorgegangene Luftgewebe besteht hier aus concentrisch angeordneten Zellschichten; die Mehrzahl der Zellen jeder Lage

wächst in radialer Richtung zu einem langen Arme aus, und zwischen diesen Zellarmen sind grosse lufterfüllte Intercellularräume vorhanden, die in ihrer Gesammtheit einen einzigen mantelförmigen Luftraum bilden (Fig. 153). Die den einzelnen Zellschichten entsprechenden Luftmäntel stehen in radialer Richtung durch Intercellularräume miteinander in Verbindung, welche zwischen den in tangentialer Richtung verbreiterten Zellpartien auftreten. Auf dem radialen Längsschnitt zeigt also jede Zelle die Gestalt eines liegenden ⊢, wobei der horizontale Balken dem den Luftmantel durchziehenden Zellarme, der verticale dagegen dem verbreiterten Theile der Zelle entspricht. Die radial ungestreckt bleibenden Zellen bilden tangentiale Verbindungsbalken. Die Epidermis der Athemwurzel sammt der ungestreckt bleibenden subepidermalen Zelllage zerreisst frühzeitig und geht zu Grunde, so dass die Durchlüftungsräume direct an das Wasser grenzen.

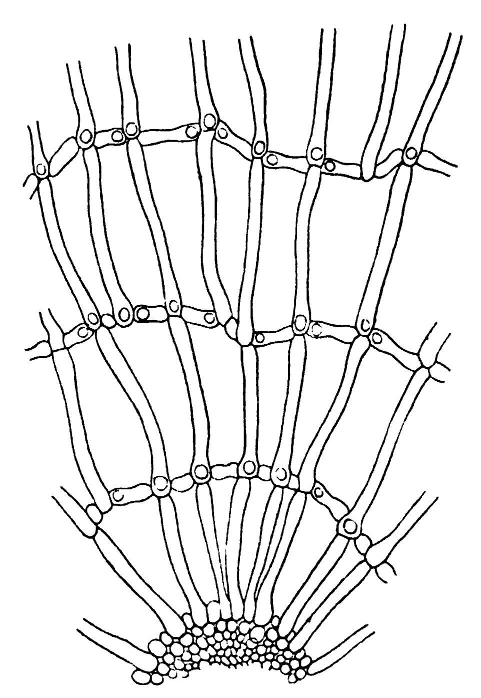


Fig. 153. Aërenchym einer Athemwurzel von Jussiaea peruviana (Querschnitt). Nach Schenck.

Die Aërenchymzellen enthalten, wie auch in anderen Fällen, niemals Luft, sondern einen zarten Plasmaschlauch mit Zellkern und winzigen Leucoplasten, sowie wässerigen Zellsaft.

Bei den Jussiaea-Arten und anderen Onagraceen und Lythraceen besitzen auch die Schlammwurzeln und die submersen Stengeltheile ein Aërenchym von ähnlichem Bau, wie es soeben beschrieben wurde. Dasselbe geht theils aus der primären Rinde, theils aber aus einem Meristemmantel hervor, welcher entwickelungsgeschichtlich dem Phellogen homolog ist. Die gleiche Entstehungsweise zeigt, wie schon Rosanoff[10]) nachwies, das Aërenchym der im Wasser wachsenden Stengeltheile von Desmanthus natans.

Einem anderen Typus des Aërenchyms gehört das vielarmige Filzgewebe in den Luftgängen verschiedener Cyperaceen, besonders Scirpus-Arten, an, welches aber auch eine mechanische Rolle als Aussteifungseinrichtung zur Erhaltung der Querschnittsform des ganzen Organs und der Wegsamkeit der Luftcanäle spielt. (Vgl. S. 161.)

5. Die Bedeutung der Diaphragmen und der »inneren Haare«. Den die Luftgänge fächernden, ein- bis mehrschichtigen Aërenchymplatten, den Diaphragmen, kommt neben der schon an früherer Stelle erwähnten Bedeutung als Aussteifungsplatten auch noch eine andere Aufgabe zu, die mit der Durchlüftung in unmittelbarem Zusammenhang steht. Da die Diaphragmen stets

mehr oder minder lacunös gebaut sind, so verhindern sie nicht im geringsten die Bewegung der Gase in der Längsrichtung der Canäle; im Halm vom Papyrus stellen sie sogar eine Communication der seitlich benachbarten Luftgänge her, indem sie sich quer durch mehrere Gänge erstrecken. Während nun die Diaphragmen für Luft in hohem Grade wegsam sind, stellen sie, wie Goebel gezeigt hat, dem Durchtritt von Wasser einen bedeutenden Widerstand entgegen. Es gelingt erst bei länger andauerndem, höherem Druck, die Lufträume mit Wasser zu injiciren. Die Diaphragmen werden also, wenn die Pflanze von hinten her abstirbt oder mechanisch verletzt wird, das Eindringen von Wasser in die Durchlüftungsräume wirksam verhüten; das Wasser wird blos bis zum nächsten Diaphragma vordringen können. Von diesem Gesichtspunkte aus ist offenbar auch der kammerige Bau des Durchlüftungssystems in den bauchigen Auftreibungen der Blattstiele von Pontederia crassipes, Trapa natans, in den Sprossen der Lemnen u. a. zu betrachten. Die wasserdichten Kammerwände haben nebenher, so wie die Diaphragmen, auch eine mechanische Bedeutung.

In den Luftgängen solcher Pflanzen, welchen Diaphragmen fehlen, kommen intercellulare Haare vor, deren mechanische Bedeutung schon durch den Umstand, dass sie die Diaphragmen vertreten, wahrscheinlich gemacht wird. Auch ihre Structur und Anordnung stimmt damit überein. Hierher gehören die Nymphaeaceen, Aroideen, Rhizophora, Pilularia u. a. Bei Nymphaea-Arten ragen in die Luftgänge der Blatt- und Blüthenstiele von den die Kanten der Gänge bildenden Zellreihen verzweigte »Sternhaare« hinein, welche derbe Wandungen mit nach aussen vorspringenden, stumpfwarzenförmigen Verdickungen besitzen. Letztere kommen durch Einlagerung kleiner Kalkoxalatkrystalle zu Stande. Die Höhenabstände zwischen den einzelnen Sternhaaren sind nicht bedeutend. — Die das lamellöse Parenchym bestimmter Aroideen (Monstera, Tornelia, Heteropsis, Pothos etc.) durchziehenden Haare sind bastzellähnlich, vielfach verästelt und oft mit hakenförmigen Enden versehen. Ihrer mechanischen Wirksamkeit nach dürften sich diese Haare dem Filzgewebe der Scirpus-Arten anreihen.

Zum Schluss muss noch darauf hingewiesen werden, dass lufterfüllte Intercellularräume in der Pflanze nicht immer blos Durchlüftungszwecken dienen. Wenn biegungsfeste Stengeltheile von einem einzigen grossen Luftgange durchzogen werden, wie z. B. in den Grashalmen, im Blüthenschafte von Leontodon, in Allium-Blättern etc., so erklärt sich dieser hohl-cylindrische Bau vom Standpunkte des mechanischen Princips und der Luftgang hat in erster Linie mit der Durchlüftung nichts zu schaffen. Auf die Bedeutung von Luftspalten im Assimilationssystem für das Princip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege ist schon früher hingewiesen worden. Ebenso wurde schon früher betont, dass in Schwimmpflanzen die Luftkammern und sonstigen Durchlüftungsräume auch die Schwimmfähigkeit zu bewirken haben. In den Frucht- und Samenschalen verschiedener Strandpflanzen, die durch Meeresströmungen verbreitet werden, ist häufig ein mit lufterfüllten Intercellularen versehenes Schwimmgewebe vorhanden, welches ausschliesslich als solches fungirt (vgl.

den XI. Abschnitt). Endlich dient in weissen Blumenblättern und anderen Schauapparaten das System der lufterfüllten Intercellularräume neben der Durchlüftung auch einer rein biologischen Aufgabe, der Herstellung einer Lockfarbe, welche durch totale Reflexion des Lichtes erzielt wird.

III. Die Ausgänge des Durchlüftungssystems. (Pneumathoden.)

Damit das Durchlüftungssystem mit der äusseren Atmosphäre in directer Communication stehe, und ein freies Aus- und Einströmen von Gasen erfolgen könne, müssen die Hautgewebe an bestimmten Stellen durchbrochen sein, das Durchlüftungssystem muss offene Ausführungsgänge, Pneumathoden[11]), besitzen. Es sind dies in der Epidermis die Spaltöffnungen (Stomata), im Periderm die Lenticellen (Rindenporen) und schliesslich die eigenartigen Pneumathoden verschiedener Luftwurzeln.

A. Die Spaltöffnungen.

1. Bau und Mechanik des Spaltöffnungsapparates[12]).

Die epidermalen Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems werden nicht von gewöhnlichen Epidermiszellen begrenzt, sondern — wenn wir die eigenartigen Athemöffnungen der Marchantiaceen vorläufig ausser Acht lassen — von zwei eigenartig gebauten Schliesszellen, welche den Spaltöffnungsapparat im engeren Sinne des Wortes bilden. Sehr häufig zeigen auch die an die Schliesszellen seitlich angrenzenden Epidermiszellen als »Nebenzellen« eine abweichende Beschaffenheit und ebenso können auch die Nachbarzellen des unter der Spaltöffnung gelegenen Intercellularraums, der Athemhöhle, besondere Form- und Structureigenthümlichkeiten besitzen. Unter dem Spaltöffnungsapparat im weiteren Sinne verstehen wir dann die beiden Schliesszellen sammt den eben erwähnten Neben- und Nachbarzellen.

Alle normal functionirenden Spaltöffnungen besitzen die Fähigkeit, sich behufs einer zweckentsprechenden Regulirung des Gasaustausches zu erweitern oder zu verengern, sich zu öffnen oder ganz zu schliessen. Diese Fähigkeit wird dadurch erreicht, dass die beiden die Spalte begrenzenden Schliesszellen als ein zu diesem Zwecke speciell eingerichteter Schliess- und Oeffnungsapparat fungiren. Der Bau und die Mechanik dieses Apparates sind nicht in allen Fällen dieselben. Es giebt verschiedene Typen von Spaltöffnungsapparaten, die aber insofern miteinander übereinstimmen, als sich die Mechanik des Oeffnens und Schliessens stets aus dem jeweiligen Bau der Schliesszellen erklären lässt. Der Spaltöffnungsapparat ist nämlich, von wenigen Ausnahmen abgesehen, ein activ wirkender Apparat; die Schliesszellen sind nicht etwa zwei bogig gekrümmten Stahlfedern vergleichbar, welche beim Schliessen durch äussere Kräfte passiv zusammengedrückt werden und sich beim Nachlassen dieses Druckes wieder elastisch krümmen und so auseinanderweichend die Spalte öffnen.

Ein typischer Spaltöffnungsapparat, wie er bei der Mehrzahl der Monocotylen und Dicotylen mit schwach gebauter Epidermis vorkommt, ist folgendermaassen gebaut. Die beiden nebeneinanderliegenden Schliesszellen sind von schlauchförmiger Gestalt, an ihren beiderseitigen Enden durch dünne Scheidewände von einander getrennt, und lassen zwischen sich die eigentliche Spaltöffnung frei. Auf ihrer der Spalte zugekehrten Bauchseite besitzt jede Schliesszelle stärkere Membranverdickungen als auf der meist zartwandigen Rückenseite. Gewöhnlich ist die Bauchwand mit zwei meist stark cutinisirten Verdickungsleisten versehen, welche der oberen und unteren Längskante entsprechen und auf dem Querschnitte mehr oder minder spitze, vorspringende Hörnchen bilden (Fig. 154). Diese rinnenförmigen Leisten überdecken zwei Hohlräume, welche durch die Centralspalte von einander getrennt werden; der obere Hohlraum heisst Vorhof, der untere Hinterhof. Beide Höfe werden sammt der sie trennenden Centralspalte von den Bauchwandungen der Schliesszellen begrenzt und stellen die ungleich weite, in der Mitte verengte Spalte vor. Den Eingang in den Vorhof nennt Tschirch die Eisodialöffnung, den Ausgang aus dem Hinterhof die Opisthialöffnung.

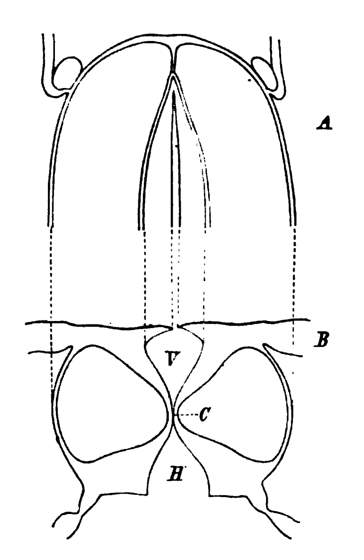


Fig. 154. Spaltöffnung von Narcissus biflorus. *A* Hälfte der Oberflächenansicht; *B* Querschnittsansicht; *V* Vorhof, *C* Centralspalte, *H* Hinterhof.

Die Rückenwände der Schliesszellen sind bei dem in Rede stehenden häufigsten Bautypus in ihrer ganzen Ausdehnung unverdickt und wölben sich meist convex in das Lumen der benachbarten Epidermis- resp. Nebenzellen vor.

Alle Spaltöffnungsapparate, welche beim Spiel des Oeffnens und Schliessens ihre Umrissform verändern, dürfen zwischen die starren Epidermisaussenwände nicht fest und unverrückbar eingeklemmt sein. Um die Beweglichkeit der Schliesszellen auf der Rückenseite zu ermöglichen, tritt demnach zu beiden Seiten derselben in der äusseren Epidermiswand ein mehr oder weniger verdünnter Membranstreifen auf, welcher beim Oeffnen und Schliessen wie ein Charnier wirkt und von Schwendener, der zuerst darauf aufmerksam machte, als Hautgelenk bezeichnet wird. Bald ist es nur ein äusserst schmaler Streifen in der verdickten Aussenwand (Prunus Laurocerasus, Myrtus communis, Allium Cepa, Fig. 155 *B*), bald eine etwas breitere Membranlamelle (Chlorophytum comosum, Fig. 155 *A*); bei den Cyperaceen repräsentirt die ganze dünne Aussenwand der Nebenzelle das Hautgelenk. Im ersteren Falle ist blos eine drehende Bewegung um die dünnste Stelle möglich, im letzteren Falle dagegen ist die Erweiterung der Spalte mit einer Auswärtskrümmung der dünnen Membranlamelle, der Verschluss der Spalte mit einer Streckung derselben verknüpft. — Bei manchen Pflanzen sind auch die Innenwände der Epidermiszellen, oder wenigstens jene der Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates, mehr oder minder

verdickt. In diesen Fällen sind nach meinen Beobachtungen auch die Epidermis-Innenwände an jenen Stellen, wo sie an die Schliesszellen grenzen, mit einem dünnen Membranstreifen versehen, den man gegenüber dem vorhin beschriebenen äusseren Hautgelenk als das innere Hautgelenk bezeichnen kann. Im Laubblatt von Chlorophytum comosum, Clivia nobilis, Uropetalum serotinum u. a. Liliaceen ist das innere Hautgelenk als schmaler Membranstreifen sehr scharf differenzirt (Fig. 155). Bei Linum usitatissimum, sowie bei den Bromeliaceen wird es von den stark ausgebauchten zarten Innenwänden der Nebenzellen gebildet.

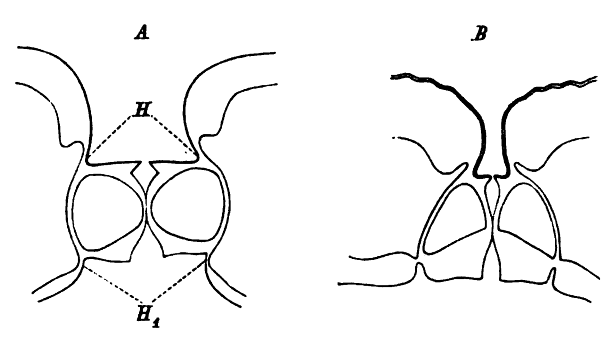


Fig. 155. Spaltöffnungen mit äusserem und innerem Hautgelenk (H und H_1) A von Chlorophytum comosum, B von Allium Cepa.

Was den Inhalt der Schliesszellen betrifft, so zeichnet sich derselbe fast ausnahmslos durch den Besitz von Chlorophyllkörnern mit oft mächtigen Stärkeeinschlüssen aus. Der Zellkern des wohlentwickelten Protoplasten liegt namentlich in jüngeren Spaltöffnungsapparaten zumeist der Mitte der Bauchwand an.

Gehen wir nun zur Mechanik des soeben beschriebenen häufigsten Typus im Bau des Spaltöffnungsapparates über, so ist zunächst die unmittelbare Beobachtungsthatsache festzustellen, dass, wenn sich die beiden Schliesszellen bogig krümmen, die Spalte erweitert resp. geöffnet, wenn sie sich wieder gerade strecken, die Spalte verengert, resp. geschlossen wird. Von dem Krümmungsausmaass der Schliesszellen hängt also die Spaltenweite ab. Die zu beantwortende Hauptfrage lautet demnach: Wie kommt die Krümmung, wie die Geradestreckung der Schliesszellen auf Grund ihres anatomischen Baues mechanisch zu Stande?

Für die Beantwortung dieser Frage war bereits durch H. von Mohl's Untersuchungen der leitende Gesichtspunkt gewonnen worden. Dieser Forscher hat nämlich gezeigt, dass durch Einlegen der Präparate in reines Wasser die Spalten geöffnet und erweitert, durch Einlegen in Zuckerlösung dagegen verengert und geschlossen werden können. Damit war also erwiesen, dass bei der Mechanik des Oeffnens und Schliessens Turgorschwankungen eine maassgebende Rolle spielen. Doch erst Schwendener hat den Nachweis erbracht, dass es sich hierbei in erster Linie um Turgorschwankungen der Schliesszellen handelt, und dass blos diese im Verein mit den eigenartigen Wandverdickungen jene Formveränderungen der Schliesszellen hervorrufen, welche das Oeffnen und Schliessen der Spalte bedingen. Um diese Formveränderungen genau präcisiren

und aus ihnen jene Schlüsse ableiten zu können, welche für das Verständniss der Mechanik des Apparates erforderlich sind, hat Schwendener bei verschiedenen Pflanzen, besonders bei Amaryllis formosissima, die Dimensionsverhältnisse der Spaltöffnungsapparate und ihrer einzelnen Theile im offenen und geschlossenen Zustande mikrometrisch genau gemessen; der Verschluss der Spalten wurde durch Glycerinzusatz erzielt, wodurch die Schliesszellen plasmolysirt, ihr Turgor aufgehoben wurde. In nachstehender Tabelle sind für eine Spaltöffnung von Amaryllis formosissima die von Schwendener ermittelten Maasse in μ mitgetheilt.

	Spaltöffnung mässig offen	Spaltöffnung geschlossen
Breite einer Schliesszelle	37	33
Vorhofweite	16	7
Centralspalte	8	0
Gegenseitiger Abstand der Wandansätze*)	40	34
Abstand der Wandansätze von der Rückenwand	19	16

Aus der Vergleichung der angeführten Werthe ergiebt sich, dass der ganze Spaltöffnungsapparat im geöffneten Zustande viel breiter als im geschlossenen ist. Andererseits erfährt die Länge des Apparates beim Uebergang in die Oeffnungsstellung keine nennenswerthe Veränderung. Daraus geht unzweifelhaft hervor, dass das Volumen des Inhaltes einer Schliesszelle bei offener Spalte grösser ist als bei geschlossener. Es findet also beim Oeffnen eine osmotische Wasseraufnahme und damit eine Steigerung des hydrostatischen Druckes statt, welcher mit einer entsprechenden Zugspannung, resp. Dehnung der Bauch- und Rückenwände verbunden sein muss. Natürlich wird sich dabei die dünnwandige Rückenseite stärker dehnen, als die mit Verdickungsleisten versehene Bauchseite; die Schliesszelle muss sich entsprechend krümmen und die Spaltöffnung wird weiter. Bei sinkendem Turgor wird sich die Zelle in Folge der stärkeren Contraction der Rückenseite wieder gerade strecken und die Spalte schliessen. Im Grossen und Ganzen verhält sich also eine derartig gebaute Schliesszelle wie ein kurzes Stück einer Kautschukröhre, deren Wandung auf einer Seite beträchtlich dicker ist, als auf der anderen; sobald man von innen Wasser oder Luft unter hohem Druck auf die Röhrenwandungen wirken lässt, kommt eine entsprechende Krümmung zu Stande. — Die Zweizahl der Verdickungsleisten ist aus verschiedenen Gründen vortheilhaft; so ist es einleuchtend, dass der ganze Mechanismus in Folge der Fixirung zweier Längslinien regelmässiger spielt, als wenn z. B. nur eine Leiste mitten auf der Bauchwand verlaufen würde. Ausserdem ermöglicht der zarte Membranstreifen zwischen diesen beiden Leisten, dass sich die Bauchwand charnierartig um die Mittellinie bewegen und demnach beim Schliessen stark vorwölben kann. Die beiden Leisten der Schliesszelle lassen sich demnach, wie Schwendener sagt, mit den festen Cartons einer halbgeöffneten Mappe vergleichen und der zarte Membranstreifen der Bauchwand mit dem weichen Rückenleder dieser Mappe. Endlich ist noch als dritter Vortheil hervorzuheben, dass sich der Verschluss mit zarten aneinandergepressten Membranen vollständiger herstellen lässt, als mit dicken und verhältnissmässig starren Wandungen.

*) Unter den Wandansätzen sind die Ansatzlinien der beiderseitigen Epidermiswände an die Schliesszellen zu verstehen.



Die bei steigendem Turgor sich krümmenden Schliesszellen haben natürlich den Gegendruck der angrenzenden und gleichfalls turgescirenden Epidermiszellen zu überwinden. Wird dieser Gegendruck aufgehoben, wie dies am Rande von abgezogenen Epidermisstücken, wo die Zellen angeschnitten sind, der Fall ist, so nehmen die betreffenden Schliesszellen eine noch stärkere Krümmung an.

Im offenen Zustande der Spalte muss natürlich der hydrostatische Druck im Innern der Schliesszellen grösser sein, als der der benachbarten Epidermis- resp. Nebenzellen. Schwendener berechnet ihn unter bestimmten Voraussetzungen auf 5—10 Atmosphären.

Die Mechanik des vorstehend beschriebenen, häufigsten Typus des Spaltöffnungsapparates hat zur Voraussetzung, dass die Verdickungsleisten mit Rücksicht auf eine durch das Centrum der Schliesszelle und rechtwinkelig zur Blattfläche gelegte Ebene asymmetrisch angeordnet sind, d. h. dass sie auf der Bauchseite der Schliesszellen auftreten. Nun giebt es aber auch eine Anzahl dicotyler Pflanzen, bei denen die Wandungen der Schliesszellen meist so ansehnlich verdickt sind, dass die Lumina nur mehr enge, quergestellte Spalten vorstellen. Bei dieser Verdickungsweise fallen die Schwerpunkte der mächtigen, halbcylindrischen Verdickungsstreifen in die Medianebene der Schliesszellen. Ihre Anordnung ist also eine symmetrische und bei gesteigertem Turgor kann sich die Rückenseite nicht stärker ausdehnen als die Bauchseite. Die Krümmung der Schliesszellen muss also auf andere Weise zu Stande kommen; vorausgesetzt, dass die betreffenden Spaltöffnungen überhaupt noch functionsfähig sind, was aber nicht immer der Fall ist. Sie erfolgt vielleicht dadurch, dass die sich verlängernden Schliesszellen seitens der ober- und unterseits angrenzenden Epidermiszellen einen Gegendruck erfahren und in Folge dessen, nach Art einer überlasteten Säule, seitlich ausbiegen müssen. Dabei wird aber vorausgesetzt, dass die Schliesszellen schon im spannungslosen Zustande eine gleichsinnige Krümmung zeigen. Hierher gehören die Spaltöffnungen der älteren Phyllodien von Acacia leprosa, farinosa und acinacea, der Blätter von Melaleuca uncinata, Hakea suaveolens, u. a. Uebrigens ist hervorzuheben, dass die Schliesszellen jüngerer Blätter häufig die gewöhnliche Querschnittsansicht zeigen und dann natürlich auch den entsprechenden Oeffnungsmechanismus erkennen lassen.

Einen besonderen Typus, der gleichfalls durch die symmetrische Lagerung der Verdickungsleisten gekennzeichnet wird, repräsentiren die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Die Schliesszellen sind hier von hantelförmiger Gestalt. Die erweiterten Enden jeder Zelle sind durch ein schmales Mittelstück miteinander verbunden, dessen Aussen- und Innenwand sehr starke Verdickungsleisten besitzen. Sie nehmen die ganze Breite des Mittelstücks ein, sodass sein Lumen querspaltenförmig ist (Fig. 156 *C*). Gegen die erweiterten Enden zu verjüngen sich die Verdickungsleisten und gehen allmählich in die dünnen Wandpartien der ersteren über (Fig. 156 *A*). Es ist bei diesem Bau der Schliesszellen klar, dass, wenn die Mitwirkung der Nebenzellen ausgeschlossen ist, die die Mechanik des Apparates beherrschenden Kräfte blos in den erweiterten Enden der Schliesszellen ihren Sitz haben können. Wie Schwendener gezeigt hat, nimmt bei steigendem Turgor das Volumen der Enden und damit ihre Gesammtbreite etwas zu (Fig. 157), und mit den Punkten *a* und *b* rücken auch *m* und *n*, weil sie mit

jenen durch starke Leisten verbunden sind, weiter auseinander. Dabei wird selbstverständlich der Winkel *mon* vergrössert und die Centralspalte *s* weiter geöffnet. Die Form derselben ist in der Flächenansicht die eines länglichen Sechseckes, dessen Seitenlinien unter sich parallel und geradlinig verlaufen, und die sich beim Oeffnen und Schliessen zufolge des geschilderten Mechanismus parallel mit sich selbst bewegen, »vergleichbar der verschiebbaren Schneide am Spalt eines Spectralapparates«.

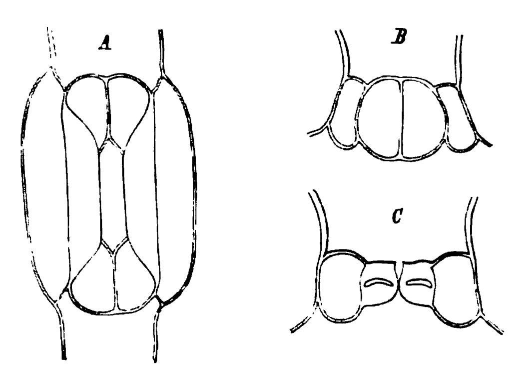


Fig. 156. Spaltöffnung von Poa annua. *A* Oberflächenansicht, *B* Querschnitt durch ein erweitertes Ende, *C* Querschnitt durch das Mittelstück des Apparates.

Bei einigen Gräsern (Cynosurus echinatus, Aira capillata, Briza maxima) ist die Centralspalte auch im turgorlosen Zustande der Schliesszellen, nach Tödtung derselben, offen. In diesen Fällen müssen also, sofern die Spaltöffnungen überhaupt noch functionsfähig sind, die beiden seitlich gelagerten Nebenzellen durch ihren Turgordruck den Spaltenverschluss herbeiführen.

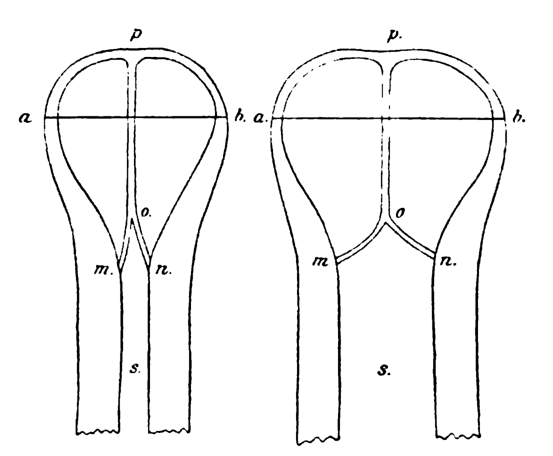


Fig. 157. Schematische Darstellung einer halben Gramineen-Spaltöffnung, links im geschlossenen, rechts im geöffneten Zustande. (Vgl. den Text.) Nach Schwendener.

Bei den bisher besprochenen Typen ist die Gesammtbreite des Spaltöffnungsapparates im offenen Zustande grösser als im geschlossenen. Der nunmehr zu beschreibende Typus dagegen wird dadurch charakterisirt, dass die Gesammtbreite und die Form der Rückenwand bis zu einem gewissen Oeffnungsgrade, in den extremen Fällen sogar bei stärkster Erweiterung der Centralspalte, unverän-

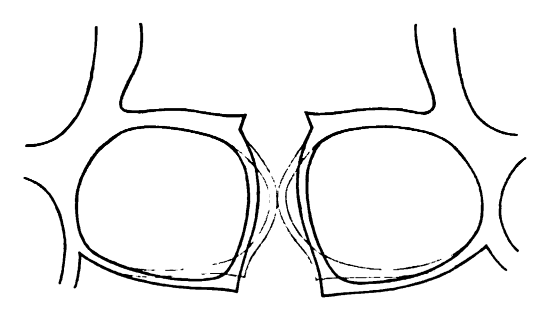


Fig. 158. Spaltöffnung von Mnium cuspidatum im geschlossenen und geöffneten Zustande. (Vgl. den Text.)

dert bleibt, dass also anders geartete Formveränderungen der Schliesszellen das Oeffnen und Schliessen der Spalte bedingen. Den einfachsten und zugleich extremsten Fall dieser Art habe ich bei den Spaltöffnungen der Kapsel von Mnium cuspidatum beobachtet (Fig. 158). Bei Betrachtung des Querschnittes fällt sofort das Fehlen des Hautgelenkes, die starke Verdickung der Rückenwände und die Zartheit der Bauchwände auf, durchgehends anatomische Eigenthümlichkeiten, die eine von den bisher besprochenen Typen ganz abweichende Mechanik des Oeffnens und Schliessens voraussehen lassen. Zunächst möge wieder das Ergebniss einiger Messungen in μ mitgetheilt werden:

	Spaltöffnung offen	Spaltöffnung fast geschlossen
Länge des Apparates	51	51
Gesammtbreite des Apparates	42	42
Breite einer Schliesszelle.	17	20
Weite des Vorhofes	9	9
Weite der Centralspalte	8	2

Man ersieht hieraus, dass Länge und Breite des ganzen Spaltöffnungsapparates im offenen wie im geschlossenen, resp. verengerten Zustande der Central-

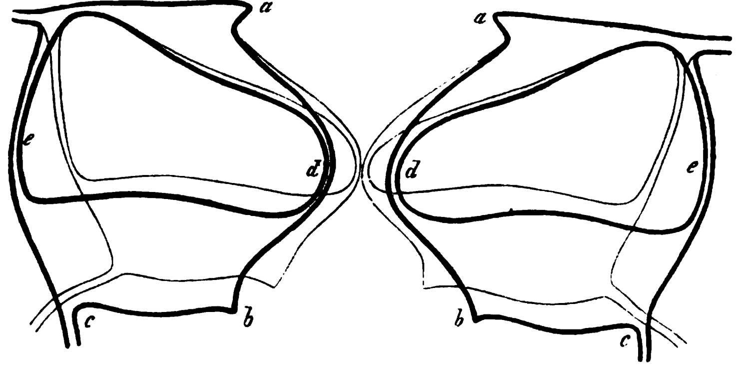


Fig. 159. Spaltöffnung von Helleborus sp. im offenen und geschlossenen Zustande; nach Schwendener. (Aus Sachs, Vorlesungen.)

spalte gleich gross sind. Die Verengerung und der Verschluss letzterer wird ausschliesslich durch das Breiterwerden der Schliesszellen hervorgerufen. In diesem Zustande besitzen die Schliesszellen eine elliptische Querschnittsform (Fig. 158). Bei steigendem Turgor suchen sie dieselbe mehr abzurunden und der kreisförmigen zu nähern. Da nun die verdickten Rücken- und Aussenwände unbeweglich sind, so kann die erwähnte Abrundung nur dadurch erreicht werden, dass die zarten gewölbten Bauchwände sich mehr oder minder gerade strecken, in Folge dessen auseinanderweichen und die Spalte erweitern. Für das Spiel des Oeffnens und Schliessens sind also nicht nur parallel zur Organoberfläche, sondern auch senkrecht zu dieser vor sich gehende Formveränderungen der Schliesszellen maassgebend.

Das Gleiche gilt nach Schwendener für die Spaltöffnungen von Helleborus. In der obenstehenden Fig. 159 wird dies graphisch dargestellt; die starken Linien entsprechen wieder dem offenen, die zarten dem geschlossenen Zustande

des Spaltöffnungsapparates. »Das Charakteristische der Schliessbewegung liegt hiernach bei Helleborus darin, dass die Vorhofweite, wenigstens bei mässigem Druck, constant bleibt, der Hinterhof dagegen nahezu um die doppelte Breite der Centralspalte schmäler wird, während zugleich die Rückenwände der Schliesszellen sich stärker wölben und um ihre äusseren Ansatzlinien drehen, wie Flügelthüren um ihre Angeln. Das mechanische Verständniss dieser Bewegungsvorgänge wird nun aber wesentlich erleichtert, wenn wir es versuchen, dieselben durch die Formveränderungen des Lumens auszudrücken. Im spannungslosen Zustande stellt nämlich das letztere im Hauptumriss ein ungleichseitiges Dreieck dar; durch Steigerung des hydrostatischen Druckes wird dasselbe grösser und nähert sich einer mehr gleichschenkligen Form, wodurch ein Zurückweichen der Bauchwände und somit das Oeffnen der Centralspalte bedingt wird.«

Auch bei Tradescantia discolor erfolgt nach Schwendener die Verengerung der Centralspalte bei geringer Oeffnung ausschliesslich durch das stärkere Hervorwölben der Bauchwand, und diese Formveränderung steht ihrerseits im Zusammenhange mit der bei abnehmendem Turgor erfolgenden Contraction der Schliesszellen in der zur Blattfläche senkrechten Richtung. Wenn sich die Spalte stark erweitert, findet allerdings auch eine stärkere Krümmung der Rückenwand und somit der ganzen Schliesszelle statt. Die Spaltöffnungen von Tradescantia discolor sowie auch verschiedener Liliaceen und Orchideen stellen also Uebergangsformen oder Zwischenglieder zwischen zwei ganz verschiedenen Typen vor, welche man als den Amaryllis-Typus einerseits, den Mnium-Typus andererseits bezeichnen könnte.

2. Die Bedeutung der Spaltöffnungen für den Gaswechsel.

Schon seit Dutrochet weiss man, dass die Spaltöffnungen Ausführungsgänge des Intercellularsystems sind. In verschiedenen Modificationen wurden zur Sicherstellung dieser Thatsache Experimente durchgeführt, welche alle darlegen sollten, dass in die Spaltöffnungen Luft eingepresst werden kann, deren Austritt aus den abgeschnittenen Blattstielen oder Stengeln dann leicht zu beobachten ist. Solche Versuche wurden von Dutrochet, Unger, Sachs u. A. angestellt und werden in allen Hand- und Lehrbüchern der Pflanzenphysiologie beschrieben.

Die Spaltöffnungen sind aber zufolge ihrer Fähigkeit, sich zu öffnen und zu schliessen, nicht blosse Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems, sondern zugleich auch Regulatoren des Gasaustausches, in erster Linie der Abgabe von Wasserdampf, der Transpiration. Der Athmungs- und Assimilationsgaswechsel würde die Fähigkeit des Oeffnens und Schliessens noch nicht erfordern; die Spaltöffnungen könnten stets in einer dem lebhaftesten Gaswechsel angemessenen Weise offen sein, denn die Pflanze würde unter normalen Verhältnissen kaum jemals in die Lage kommen, sich gegen die Folgen einer zu lebhaften Athmung oder einer zu kräftigen Assimilation durch Verengerung, resp. Verschluss der Spaltöffnungen, d. h. durch Erschwerung des Gaswechsels schützen zu müssen. Wohl aber kehrt für die meisten Landpflanzen die Gefahr einer zu starken Transpiration immer wieder, und um diese abzuwehren, muss die Pflanze

befähigt sein, die stets sehr ausgiebige stomatäre Transpiration durch den Spaltenverschluss ganz zu sistiren, und die Abgabe von Wasserdampf auf die zwar unvermeidliche, doch dafür sehr geringfügige cuticulare Transpiration einzuschränken.

An nicht grünen Pflanzentheilen, wie Blumen- und Staubblättern, an den Athemzäpfchen von Nephrodium stipellatum, ferner an den Vegetationsorganen einiger nicht grüner phanerogamer Saprophyten und Parasiten dienen die Spaltöffnungen ausschliesslich oder doch in erster Linie dem Athmungsgaswechsel, da die Transpiration für diese Pflanzen und Pflanzentheile nur von untergeordneter ernährungsphysiologischer Bedeutung sein kann. An den grünen Assimilationsorganen, vor allem den Laubblättern, spielen sie zunächst beim Assimilationsgaswechsel eine höchst wichtige Rolle, weil, wie schon oben (S. 379) betont wurde, der mit der Assimilationsthätigkeit verbundene Gasaustausch fast ausschliesslich durch Vermittelung des Durchlüftungssystems vor sich geht. Welke Laubblätter, deren Spaltöffnungen geschlossen sind, vermögen deshalb, wie schon Sachs beobachtet hat, keine Stärke mehr zu bilden. Auch nach künstlicher Verklebung der Spaltöffnungen unterbleibt nach Stahl's Versuchen die Stärkebildung.

Besonders eingehend hat man den Einfluss der Spaltöffnungen auf die Abgabe von Wasserdampf seitens der transpirirenden Pflanze studirt. Die von Garreau, Unger, Deherain, J. Boussingault u. A. durch zahlreiche Versuche constatirte Thatsache, dass die meist spaltöffnungsfreien Oberseiten der Laubblätter viel weniger Wasserdampf abgeben, als die mit Spaltöffnungen oft dicht besäeten Unterseiten, ist zweifellos auf die soeben angeführte ungleiche Vertheilung der Spaltöffnungen zurückzuführen. Garreau [13]) benutzte zu diesen Versuchen zwei gleich grosse tubulirte Glasglocken, welche der Ober- und Unterseite desselben Blattes luftdicht aufgesetzt wurden. In jeder Glocke befand sich ein Schälchen mit Chlorcalcium, dessen Gewichtszunahme die abgegebene Wassermenge bestimmen liess. Nachstehende Tabelle enthält einige Beispiele.

Grösse der transpirirenden Blattflächen in qcm		Verhältnisszahl der Spaltöffnungen		In 24 Stunden transpirirtes Wasser in g
Atropa belladonna	40	Oben	10	0,48
		Unten	55	0,60
Syringa vulgaris	20	Oben	100	0,30
		Unten	150	0,60
Tilia europaea	20	Oben	00	0,20
		Unten	60	0,49

Bei der Vergleichung dieser Transpirationszahlen ist zu berücksichtigen, dass die Garreau'schen Versuche den Einfluss der Spaltöffnungen auf die Transpiration sicherlich viel zu gering erscheinen lassen, und zwar schon deshalb, weil in Folge der grossen Lufttrockenheit, die in den beiden Glasglocken herrschte, die cuticulare Transpiration der zu den Versuchen verwendeten Blätter viel ausgiebiger sein musste, als unter normalen Verhältnissen. Auch blieb bei diesen Versuchen unberücksichtigt, dass sich die Spaltöffnungen in trockener Luft verengern oder selbst ganz schliessen. (Vgl. S. 395.)

In anderer Weise experimentirte A. Merget [14]), um die hervorragende Rolle der Spaltöffnungen bei der Transpiration ersichtlich zu machen; seine Methode



bestand in dem Auflegen des zu untersuchenden Blattes auf ein Papier, welches mit einer Schicht von Eisen- und Palladiumchlorür bedeckt war. Nachdem ein derartig präparirtes Papier, welches anfänglich eine gelblichweisse Färbung zeigt, um so dunklere Farbentöne annimmt, je feuchter es wird, so lieferten die aufgelegten Blätter verschieden schattirte Abdrücke, je nach der Menge des von ihnen abgeschiedenen Wasserdampfes. Auf Grund dieser Abdrücke konnte dann auf die Rolle der Spaltöffnungen beim Transpirationsprocesse geschlossen werden. — Dieselbe Versuchsmethode hat unter Anwendung einer anderen Substanz auch Stahl benützt. Er imprägnirte Filterpapier mit einer 1—5 procentigen Lösung von Kobaltchlorid, dessen blaue Färbung sich bei Aufnahme von Wasserdampf in's blassröthliche verändert. Legt man solches Kobaltpapier auf die Spaltöffnungen führende Unterseite eines vorher besonnten, frischen Laubblattes, so röthet sich dasselbe oft schon nach wenigen Secunden, während es auf der spaltöffnungslosen Blattoberseite oft noch nach mehreren Stunden seine rein blaue Farbe besitzt (Tradescantia zebrina, Salix capraea, Populus nigra, P. tremula, Pirus communis u. a.). Schon an ganz jungen, noch in der Knospenlage befindlichen Blättern ist dieser Unterschied zwischen den beiden Blattseiten festzustellen, woraus hervorgeht, dass die cutinisirten Aussenwände der Epidermis schon sehr frühzeitig die cuticulare Transpiration herabsetzen.

3. Die Wirkung äusserer Einflüsse auf das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen.

Sollen die Spaltöffnungen ihrer Aufgabe, als Regulatoren des Gaswechsels, speciell der Transpiration, zu dienen, in zweckentsprechender Weise nachkommen, so muss das Spiel des Oeffnens und Schliessens von äusseren Factoren beeinflusst werden können. Vor Allem müssen die Schliesszellen auf Schwankungen der Lichtintensität und der relativen Luftfeuchtigkeit reagiren. Dies kann nur in der Weise geschehen, dass die in Betracht kommenden äusseren Factoren die Turgorgrösse der Schliesszellen beeinflussen, von welcher, wie wir gesehen haben, das Oeffnen und Schliessen der Spalten abhängt.

Schon Mohl hat gefunden, dass sich die Spaltöffnungen der Laubblätter im Lichte, besonders in directem Sonnenlichte, öffnen; Schwendener hat dies bestätigt und zugleich die Beobachtung gemacht, dass im Dunkeln Spaltenverschluss eintritt. Die erstere Thatsache ist physiologisch leicht verständlich; unter normalen Verhältnissen, wenn die Gefahr einer zu starken Transpiration nicht vorhanden ist, haben sich die Spaltöffnungen im Lichte des Assimilationsgaswechsels halber so weit als möglich zu öffnen; dabei wird auch die Transpiration gesteigert und mit ihr die Zufuhr der Nährsalze beschleunigt. — Welchen Vortheil der Spaltenverschluss im Dunkeln, resp. während der Nacht mit sich bringt, ist einstweilen unbekannt. Es fragt sich überhaupt, ob damit ein Vortheil erzielt werden soll, zumal nach Leitgeb und Stahl der nächtliche Spaltenverschluss bei vielen Pflanzen ganz unterbleibt.

Ueber den Einfluss der Wärme lauten die bisherigen Angaben sehr verschieden. Nach N. J. C. Müller soll Temperaturerhöhung die Spalten öffnen, was von Schwendener bestritten wird. Leitgeb konnte an den Perigonblättern und Blüthenstielen von Galtonia candicans einen begünstigenden Einfluss

der Wärme auf die Oeffnungsbewegung feststellen, während an den Laubblättern derselben Pflanze ein solcher Einfluss nicht zu beobachten war.

Nach Kohl führt eine Temperatursteigerung der umgebenden Luft eine mehr oder minder rasche Oeffnung der Spaltöffnungen herbei. Auch dunkle Wärmestrahlen sollen die Spalten öffnen.

Sehr empfindlich sind die Spaltöffnungen der meisten Pflanzen gegenüber Feuchtigkeitsschwankungen und zwar des Bodens sowohl, wie der umgebenden Atmosphäre; darauf beruht ja in erster Linie ihre Fähigkeit, als Regulatoren der Transpiration zu dienen. Schon Mohl und frühere Forscher haben beobachtet, dass bei beginnendem Welken der Blätter die Spalten alsbald geschlossen werden, und Leitgeb hat darauf hingewiesen, dass dieser Verschluss schon eintritt, bevor noch das Blatt sichtbar zu welken beginnt. Bringt man Blätter aus der feuchten Luft des Gewächshauses in ein Zimmer, so schliessen sich die Spaltöffnungen sogar im vollen Tageslichte, woraus hervorgeht, dass der Einfluss der relativen Luftfeuchtigkeit auf den Turgor der Schliesszellen grösser ist, als der des Lichtes, und diesen zu überwinden vermag. Der biologische Nutzen dieser Thatsache leuchtet ohne weiteres ein. Mit dieser grossen Empfindlichkeit der Schliesszellen für trockenere Luft hängt es wohl auch zusammen, dass bei stärkerem Winde die Spaltöffnungen vieler Pflanzen sich schliessen und zwar selbst nach stundenlanger Insolation (Berberis vulgaris, Syringa vulgaris, Ribes aureum, Saponaria officinalis u. a. nach Leitgeb).

Es liegt natürlich nahe, die Herabsetzung des Turgors der Schliesszellen in trockener Luft, die zum Verschliessen der Spalte führt, als eine directe Wirkung der gesteigerten Transpiration der Schliesszellen aufzufassen; dieselben befinden sich in der That in einer stark exponirten Stellung, indem sie mit den Aussen- und Innenwänden, sowie mit der Bauchseite direct an die Atmosphäre, resp. an Durchlüftungsräume grenzen. Da aber die Transpiration der Schliesszellen zu einer Zunahme der Concentration des Zellinhaltes führt, so wird gleichzeitig ihre osmotische Saugkraft gesteigert, und die Schliesszellen könnten den weniger stark transpirirenden Epidermiszellen, an die sie grenzen, leicht so viel Wasser entziehen, als zur Aufrechterhaltung der ursprünglichen Turgorgrösse nothwendig ist. Da dies aber nicht geschieht, so scheint hier ein complicirteres Phänomen, eine Reizerscheinung vorzuliegen, wie wir eine solche auch hinsichtlich des Lichteinflusses auf den Turgor der Schliesszellen annehmen müssen.

Am Schlusse dieser Auseinandersetzungen muss auch noch mit einigen Worten der Bedeutung der Chlorophyll- und Stärkekörner gedacht werden, welche in den Schliesszellen so häufig vorkommen. Die von äusseren Einflüssen veranlassten Turgescenzänderungen der letzteren hängen natürlich von der wechselnden Quantität und Qualität der in den Zellen vorhandenen osmotisch wirksamen Stoffe ab. Es liegt nun nahe, den Chlorophyllapparat der Schliesszellen mit der Erzeugung dieser Substanzen in Beziehung zu bringen und die Stärke als einen Reservestoff aufzufassen, welcher allmählich nach Bedarf in jene osmotisch wirksame Substanz umgewandelt wird. Kohl[15]) sucht diese Verwandelung auf die Wirkung eines diastatischen Enzyms zurückzuführen, da sich geschlossene Spaltöffnungen mit Diastaselösung behandelt öffnen.

4. Sonstige Beziehungen zwischen Bau und Function der Spaltöffnungen[16]).

Im Bisherigen wurde auf den anatomischen Bau der Spaltöffnungen nur insofern Rücksicht genommen, als derselbe mit der Mechanik des Oeffnens und Schliessens zusammenhängt. Wir haben jetzt noch eine Reihe von anatomischen Eigenthümlichkeiten zu betrachten, welche unabhängig von der Mechanik des Schliessapparates mit der Function der Spaltöffnungen in Zusammenhang stehen — Einrichtungen, die sich zumeist als Anpassungen an besondere Verhältnisse des Klimas und Standortes erkennen lassen.

Unter mittleren Feuchtigkeitsverhältnissen genügt der Pflanze jene Regulirung des Gaswechsels, resp. der Transpiration, welche durch das Oeffnen und Schliessen der Centralspalte bewerkstelligt wird. Der Vor- und Hinterhof eines solchen Spaltöffnungsapparates ist nur von geringer Weite, zuweilen blos angedeutet, die Eisodialöffnung oft sehr weit, und der ganze Apparat befindet sich im gleichen Niveau mit den benachbarten Epidermiszellen.

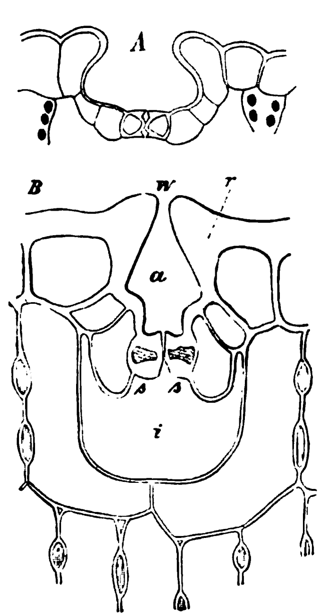
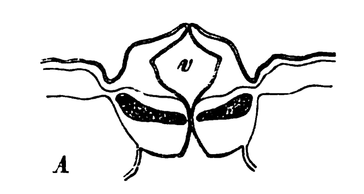


Fig. 160. *A* Eingesenkte Spaltöffnung der Laubblattunterseite von Amherstia nobilis; *B* eingesenkte Spaltöffnung von Hakea suaveolens; *ss* Schliesszellen, *i* innere, *a* äussere Athemhöhle.

In trockenem Klima, sowie an trocknen Standorten wird der Gasaustausch der Gefahr des Vertrocknens halber noch durch andere Einrichtungen erschwert und verlangsamt. Dies geschieht vor allem dadurch, dass die Spaltöffnung unter das Niveau der benachbarten Epidermiszellen versenkt wird, und so am Grunde einer trichter-, krug- oder schalenförmigen Einsenkung liegt, die man als äussere Athemhöhle bezeichnet (Fig. 160). Häufig ist ihre Ausgangsöffnung durch wall- oder leistenförmige Vorsprünge der benachbarten Epidermiszellen verengert. Auf diese Weise befindet sich über der Spaltöffnung ein mit Wasserdampf erfüllter Hohlraum, in welchem sozusagen Windstille herrscht, wenn über die Blattoberfläche ein Luftstrom hinstreicht. Dass diese ganze Anordnung eine Schutzeinrichtung gegen zu lebhafte Transpiration vorstellt, hat zuerst Pfitzer erkannt, und später hat Tschirch darauf hingewiesen, dass dieselbe in mannigfachen Variationen bei Pflanzen, welche in trockenem Klima leben, bei Steppen- und Wüstengewächsen, bei Vertretern der Mediterran- und australischen Flora zu beobachten ist. Auch Epiphyten zeigen nicht selten dieselbe Einrichtung, ja selbst an Pflanzen, welche in feuchtem Tropenklima zu Hause sind, kann man zuweilen die Bildung äusserer Athemhöhlen beobachten, wenn die Grossblätterigkeit und bedeutende Masse des Laubes bei directer Insolation eine zeitweilig zu starke Transpiration befürchten lässt (Ficus elastica).

Der bei xerophilen Gewächsen so häufige »windstille Hohlraum« über den Spaltöffnungen kann aber auch auf andere Weise, als durch Bildung einer äusseren Athemhöhle geschaffen werden. Bei Cypripedium venustum, Clivia nobilis u. a. geschieht dies durch Erweiterung des Vorhofes (Fig. 161*A*), an den assimilirenden Stengeln von Euphorbia Tirukalli durch Ausbildung eines breiten Wachsringes, welcher die ganz schwach eingesenkte Spaltöffnung umgiebt (Fig. 162). Bei Aristida ciliata werden nach Volkens die auf der Aussenseite des scheinbar stielrunden Blattes befindlichen Spaltöffnungen von vier soliden Cuticularpapillen überdeckt, die sich so zusammenneigen und aneinanderlegen, dass über den Schliesszellen ein abgeschlossener, nur durch winzige Oeffnungen mit der Atmosphäre communicirender Hohlraum entsteht.



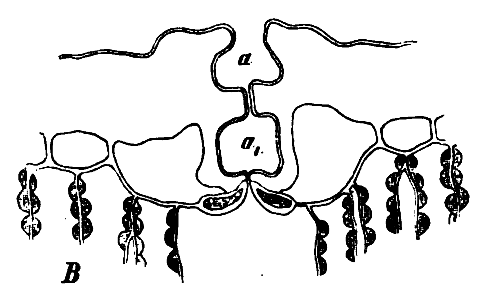


Fig. 161. *A* Spaltöffnungsapparat der Laubblattunterseite von Cypripedium venustum. Die mächtigen Cuticularleisten schliessen den grossen Vorhof (*v*) ein. V. 400. *B* Spaltöffnungsapparat von Dasylirion filifolium. Die äussere Athemhöhle ist durch beiderseits vorspringende Leisten in zwei Etagen (*a* und a_1) getheilt. V. 670.

Während am Grunde der äusseren Athemhöhle in der Regel nur eine einzige Spaltöffnung liegt, kommen bei verschiedenen Pflanzen noch grössere, in das Gewebe des Blattes tief eingesenkte Hohlräume vor, an deren Wänden zahlreiche Spaltöffnungen sitzen. Der betreffende Hohlraum kann dann als gemeinschaftliche äussere Athemhöhle bezeichnet werden (Nerium Oleander, Coscinium-Arten). Bei vielen Wüsten- und Steppengräsern, Casuarina u. a. werden diese Athemhöhlen zu Längsrinnen, an deren Böschungen die Spaltöffnungen auftreten. Indem die Längsrinnen, sowie auch die gemeinschaftlichen Athemhöhlen, nicht selten mit Haaren ausgekleidet sind, wird die Transpiration durch Erschwerung des Gasaustrittes noch weiter herabgesetzt. Bei verschiedenen Coniferen bewirkt, wie K. Wilhelm gezeigt hat, die Verstopfung der äusseren Athemhöhlen durch zahlreiche feine Wachskörnchen den gleichen Effect.

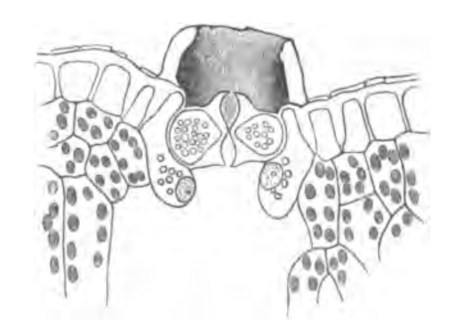


Fig. 162. Spaltöffnung von Euphorbia Tirukalli. Die äussere Athemhöhle wird von einem Wachsringe begrenzt.

So wie die Dicke der Epidermiszellwandungen an verschiedenen Organen

derselben Pflanze eine variable ist, ebenso werden voraussichtlich auch die geschilderten Schutzeinrichtungen des Spaltöffnungsapparates bald mehr, bald weniger ausgiebig sein. Dass sich derartige Unterschiede selbst an den verschiedenen Seiten desselben Laubblattes zeigen können, geht aus den nebenstehenden Abbildungen (Fig. 163) hervor. Bei Populus pyramidalis hat die Mehrzahl der Spaltöffnungen auf der Blattoberseite eine ziemlich vertiefte Lage (Fig. 163*A*); die äusseren Athemhöhlen sind in Form seichter Trichter ausgebildet. Auf der Blattunterseite ist die Einsenkung der Spaltöffnungen kaum angedeutet (Fig. 163 A_1). Bei Plantago major fand ich auf der Blattoberseite die Vorhöfe meistens beträchtlich weiter als auf der Blattunterseite (Fig. 163*B* und B_1). Man sieht also, dass auf jener Blattseite, auf welcher erhöhte Beleuchtung und Erwärmung die Transpiration ansehnlich steigern, die diesbezüglichen Schutzeinrichtungen der Spaltöffnungen sich entschiedener ausprägen.

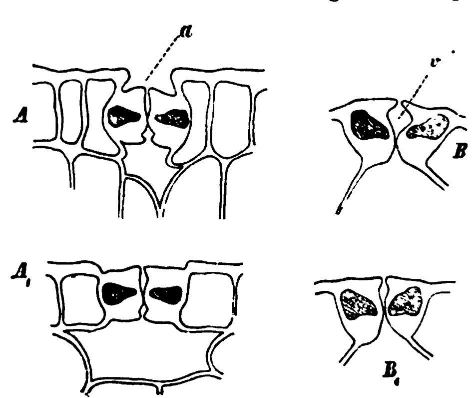


Fig. 163. Ungleiche Ausbildung des Spaltöffnungsapparates auf Ober- und Unterseite des Laubblattes. *A* Spaltöffnung der Blattoberseite von Populus pyramidalis. Die Schliesszellen sind etwas eingesenkt, so dass eine äussere Athemhöhle (*a*) gebildet wird, welche seicht trichterförmig ist. A_1 Spaltöffnung von der Unterseite desselben Blattes; die Schliesszellen sind kaum merklich unter das Niveau der Epidermis gedrückt. *B* Spaltöffnung von der Oberseite, B_1 von der Unterseite des Laubblattes von Plantago major. Die erstere besitzt einen weiteren Vorhof (*v*).

Die innere Athemhöhle, welche wir jetzt betrachten wollen, stellt ein Luftreservoir vor, in welches die Durchlüftungscanäle allseits einmünden. Damit dieser Hohlraum bei etwaigen Biegungen des Organs nicht eingedrückt werde, sind nicht selten mechanische Einrichtungen vorhanden, welche die Athemhöhle in dieser Beziehung sichern sollen. Wenn die Spaltöffnungen in Längsreihen angeordnet sind, wie dies bei den meisten Grasblättern, bei Coniferennadeln etc. der Fall ist, so zeigt sich gewöhnlich eine ganz auffällige Ueberwölbung der meist zu Canälen verschmolzenen Athemhöhlen seitens der angrenzenden Zellen. Dieselbe besteht darin, dass sich unter jeder Spaltöffnung zwei gestreckte Chlorophyllzellen zu einem Bogen vereinigen, welcher den Athemcanal quer überspannt (Fig. 164 *A*, A_1). Bei Iris germanica, auf deren Blättern die Spaltöffnungen unregelmässig zerstreut sind, wird jede Athemhöhle von 3—4 gekrümmten Chlorophyllzellen ringförmig umfasst (Fig. 164 *B*, B_1).

Eine mehr als localmechanische Bedeutung kommt, wie Westermaier[17] gezeigt hat, den aus dickwandigen Zellen bestehenden festen Rinnen zu, welche die zu Längscanälen verschmolzenen Athemhöhlen im Halme von Scirpus caespitosus, Eriophorum alpinum etc. überwölben (Fig. 164 *D*). In Folge des reihenweisen Auftretens der Spaltöffnungen findet nämlich eine empfindliche Schwächung des tangentialen Verbandes der Bastträger statt. Indem nun die an den Athemcanal grenzenden Zellen die vorhin erwähnte feste Rinne bilden, welche durch dicke Radialwände von Epidermiszellen bald rechts, bald links mit der starren Epidermis fest verbunden wird, so ist die Entstehung einer

empfindlichen Lücke im tangentialen Trägerverbande vollkommen vermieden. Zur Herstellung der Communication zwischen den Durchlüftungsräumen des angrenzenden Gewebes und dem Athemcanale lassen die dickwandigen Zellen jener Rinne stellenweise Intercellularräume zwischen sich frei (Fig. 164 *D*, *i*).

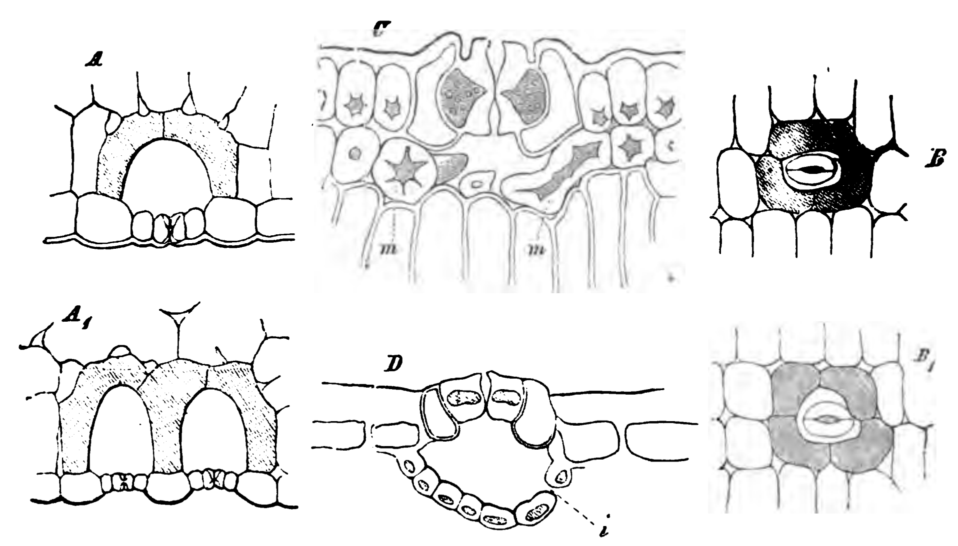


Fig. 164. Bau der inneren Athemhöhle. *A* A_1 Ueberwölbung der Athemhöhle mit chlorophyllführenden Parenchymzellen; *A* im Laubblatte von Elymus canadensis; A_1 im Laubblatte von Elym. arenarius. *B* B_1 ringförmige Umfassung der Athemhöhle mittelst chlorophyllführender Parenchymzellen im Laubblatte von Iris germanica. *C* Verengerung der Athemhöhle mittelst starkverdickter mechanischer Zellen (*m*) bei Xanthorrhoea hastilis (nach Tschirch). *D* Querschnitt durch einen Athemcanal des Halmes von Eriophorum alpinum; die den Canal begrenzenden Zellen bilden eine feste Rinne, welche bei *i* von einem Intercellularraum durchbrochen wird (*D* nach Westermaier).

Bei xerophilen Pflanzen weist die innere Athemhöhle nicht selten Einrichtungen auf, welche eine Erschwerung des Gasaustausches, resp. der Transpiration bezwecken. Hierher gehört z. B. die Auskleidung der Athemhöhle mit eigenthümlich geformten mechanischen Zellen oder Zellfortsätzen, welche von Tschirch in den Blättern von Kingia australis und Xanthorrhoea hastilis beobachtet wurden. Bei der ersteren Pflanze ist die Athemhöhle durch eine vielfach gewundene höckerige Zelle mit stark verdickten Wandungen vom Palissadengewebe abgeschlossen. Die seitlichen Fortsätze dieser »Schutzzelle« sind mit den beiderseitigen subepidermalen Bastzellen fest verwachsen. Der auf diese Weise erzielte Verschluss der Athemhöhle ist übrigens kein fester, er ist vielmehr, wie Tschirch sagt, etwa mit einem Verschlusse vergleichbar, den ein auf eine Oeffnung gewälzter Stein von sehr unregelmässiger Gestalt bewirkt, er verschliesst wohl die Oeffnung und erschwert die Communication, hebt sie jedoch nicht auf; zwischen den Protuberanzen können die Gase frei circuliren. Bei Xanthorrhoea hastilis erfolgt der theilweise Verschluss der Athemhöhle durch wulstartige Fortsätze, welche die benachbarten Bastzellen der subepidermalen Versteifungsröhre in die Athemhöhle hineinsenden (Fig. 164 *C*). Sehr auffallend sind auch nach den Untersuchungen Pfitzer's und Gilg's die auf Transpirationsschutz abzielenden Einrichtungen der inneren Athemhöhle bei den Restiaceen, einer xerophilen Familie der Monocotylen, die über Australien und das

südliche Afrika verbreitet ist. Die tief in das Assimilationsgewebe hinabreichenden Athemhöhlen sind bei den meisten Vertretern dieser Familie (z. B. Elegia nuda, Restio tectorum, paniculatus, Dovea mucronata) mit gestreckten. cuticularisirten Sklerenchymzellen, »Schutzzellen«, ausgekleidet, welche im oberen, der Spaltöffnung genäherten Theile der Athemhöhle seitlich lückenlos zusammenschliessen, im unteren Theile dagegen spaltenförmige Intercellularen zwischen sich freilassen. Die letzteren repräsentiren gewissermaassen ein zweites, inneres System von Spaltöffnungen. Bei Restio nitens und Lepidobolus Preissianus wird die Athemhöhle von einem unten offenen Trichter umgeben, welcher von Ausstülpungen der an die Nebenzellen angrenzenden Epidermiszellen gebildet wird.

Bei manchen Pflanzen können die inneren Athemhöhlen, wenn länger andauernde Trockenheit eintritt, verstopft werden. Das Gleiche tritt nicht selten ein, wenn die Schliesszellen absterben oder aus sonst einem Grunde die Fähigkeit einbüssen, einen genügenden Spaltenverschluss zu bewirken. Diese Verstopfung erfolgt in der Regel derart, dass die an die Athemhöhle angrenzenden Parenchymzellen in diese hineinwachsen und thyllenartige Ausstülpungen treiben, wie dies von Schwendener an älteren Blättern von Camellia japonica und Prunus Laurocerasus beobachtet wurde. Hierher gehören offenbar auch die von mir beschriebenen lenticellenähnlichen Bildungen an den Blattstielen verschiedener Laubbäume (Aesculus, Acer, Tilia, Juglans etc.), bei welchen die die Athemhöhle dicht ausfüllenden und später absterbenden Zellen sogar von einer eigenen Folgemeristemschicht gebildet werden. — Bei Pilea elegans zeigen die in Athemhöhlen der Blattoberseite hineinwachsenden, plasmareichen, doch chlorophyllarmen Parenchymzellen die Neigung, ihre Wände an der der Epidermis zugekehrten Seite mehr oder minder stark zu verdicken. Eine dieser Zellen legt sich gewöhnlich mit ihrem Cellulosepolster unmittelbar unter die Spaltöffnung und verschliesst sie (Fig. 165). Bei in trockener Zimmerluft gezogenen Exemplaren von Tradescantia viridis sind es besonders häufig blasige Ausstülpungen der benachbarten Epidermiszellen, welche sich vor die Spaltöffnung legen und sich dicht an die Schliesszellen anpressen [18]. Eine bemerkenswerthe Verstopfungseinrichtung habe ich endlich bei einem auf Java sehr häufigen Epiphyten, Dischidia bengalensis, beobachtet. Hier werden nämlich bei eintretender Trockenheit die Athemhöhlen von einer stark lichtbrechenden, harzigen Masse, die sich in Alkohol löst, vollständig ausgefüllt; der Harzausguss reicht meist bis zur Centralspalte und scheint von den sich blasig in die Athemhöhle hineinwölbenden Nebenzellen secernirt zu werden.

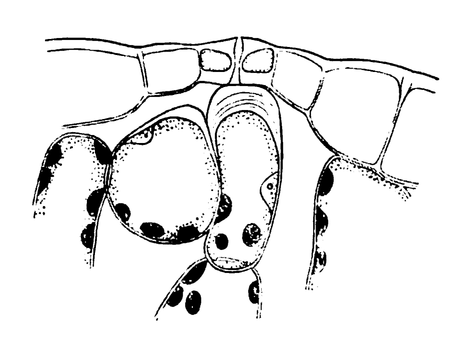


Fig. 165. Spaltöffnung der Blattoberseite von Pilea elegans mit verschlossener Spaltöffnung.

Während wir bisher in erster Linie solche Eigenthümlichkeiten des Baues der Spaltöffnungsapparate besprochen haben, welche an Pflanzen trockener Standorte und Klimate auftreten, und einen weitgehenden Transpirationsschutz

bezwecken, sollen jetzt noch gewisse Besonderheiten des Baues der Spaltöffnungen solcher Pflanzen beschrieben werden, welche *nassen Standorten* angepasst sind oder in einem überaus *feuchten Klima* leben. Vor Allem kommen hier die phanerogamen *Schwimmpflanzen* in Betracht, deren Spaltöffnungen von mir etwas eingehender untersucht worden sind[19]). Der Bau ihrer Schliesszellen weicht vom gewöhnlichen Typus sehr häufig in der Weise beträchtlich ab, dass der Spaltenverschluss nicht durch Berührung der vorgewölbten Bauchwände zu Stande kommt, sondern ausschliesslich auf der mehr oder minder vollständigen Annäherung der stark verbreiterten äusseren Cuticularleisten beruht (Fig. 166). Die Gliederung des ganzen Porus in Vorhof, Centralspalte und Hinterhof unterbleibt vollständig oder ist höchstens andeutungsweise vorhanden; gleich unter der Spalte, welche die Kanten der äusseren Cuticularleisten bilden, erweitert sich nämlich der Porus nach Art eines Trichters, welcher mit weiter Oeffnung in die Athemhöhle mündet. Als Beispiele erwähne ich Lemna minor, Trianea bogotensis, Hydrocharis morsus ranae, Nymphaea alba, Victoria regia, Euryale ferox, Trapa natans. Dagegen kommt bei Potamogeton natans, Limnanthemum nymphoides und Alisma natans der Spaltenverschluss trotz stärkerer Ausbildung der äusseren Cuticularleisten auf gewöhnliche Weise durch die vorgewölbten Bauchwände zu Stande.

Fig. 166. *A* Spaltöffnung von Trianea bogotensis, *B* von Lemna minor, *C* von Alsophila sp.

Fragen wir nach der biologischen Bedeutung des soeben geschilderten Baues der Spaltöffnungen vieler Schwimmpflanzen, so ist es klar, dass das geringe Schutzbedürfniss gegen zu starke Transpiration zur Erklärung so abweichender Bauverhältnisse nicht ausreicht. Meiner Ansicht nach handelt es sich hier um eine Schutzeinrichtung gegen die capillare Verstopfung der Spalten mit Wasser. Zwischen den scharfen Kanten der die Spalte begrenzenden Cuticularleisten kann nämlich das Wasser blos in Form eines sehr wenig widerstandsfähigen Häutchens festgehalten werden. Dasselbe wird sehr leicht platzen oder auch bald durch Verdunstung verschwinden.

Den gleichen Bau des Spaltöffnungsapparates habe ich auch bei verschiedenen Pflanzen der ewig nassen Waldschluchten bei Tjibodas am Abhange des Gedeh in Westjava gefunden. Wieder waren es Pflanzen aus den verschiedensten Familien, Farne, Commelynaceen, Acanthaceen, Gesneraceen u. a., die den in Rede stehenden Typus mehr oder minder deutlich erkennen liessen.

5. Abweichend gebaute Spaltöffnungen.

Schon in den vorstehenden Auseinandersetzungen sind verschiedene Abweichungen von dem bei den Angiospermen häufigsten Bautypus des Spaltöffnungsapparates besprochen worden. Dieselben wurden theils mit einer anderen Mechanik des Oeffnens und Schliessens (Gramineen-Typus), theils mit biologischen Verhältnissen (Schwimmblatt-Typus) in Zusammenhang gebracht. Es sollen jetzt noch einige andere Abweichungen vom gewöhnlichen Angiospermen-Typus beschrieben werden, wie sie als Constructions-Variationen bei den Archegoniaten auftreten.

Bei den Gymnospermen sind die Spaltöffnungen nach den Untersuchungen von G. Kraus, Tschirch, Mahlert, Klemm u. A.[20]) im Ganzen ziemlich übereinstimmend gebaut. Sie kennzeichnen sich vor allem dadurch, dass sich der Porus nicht in Vorhof, Centralspalte und Hinterhof gliedert, sondern nur wenig tief und und überall gleich weit ist, oder sich in der Mitte ein wenig verbreitert (Fig. 167). Der Verschluss ist so viel weniger vollkommen, als bei den Angiospermen. Die Bauchwände der Schliesszellen sind meist zarter, als die meist stark verdickten Rückenwände und so wie diese gewöhnlich verholzt und theilweise cutinisirt; an den Rückenseiten besteht aber eine bestimmte Wandpartie aus gewöhnlicher Cellulose und vermittelt die Aufnahme und Abgabe von Wasser bei den Turgescenzschwankungen der Schliesszellen. Ihre meist schmalen Lumina sind von der Spalte aus schräg nach innen gerichtet. Die Beweglichkeit wird stets durch Hautgelenke gesichert. Fast immer sind die Spaltöffnungen unter das Niveau der Epidermis eingesenkt, wodurch vielleicht, wie Tschirch bemerkt hat, der Nachtheil des weniger vollkommenen Spaltenverschlusses aufgehoben werden soll.

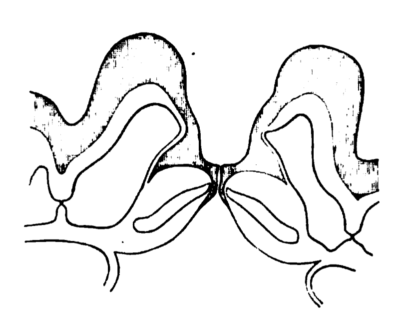


Fig. 167. Spaltöffnung von Juniperus macrocarpa nach Klemm.

Ziemlich mannigfaltig sind die Spaltöffnungen der Pteridophyten gebaut. Bei den Equiseten erinnern sie lebhaft an die der Gymnospermen; die Rückenwände sind mit querleistenförmigen Verdickungen versehen, welche in die Lumina der Nebenzellen vorragen. Bei Farnen, die feuchte Standorte lieben, gehören sie oft dem Schwimmblatttypus an (Fig. 166 *C*). Bei Salvinia natans sind die Schliesszellen ringsum zartwandig, der Porus ist an allen Stellen annähernd gleich weit. Bei Azolla caroliniana fallen die Spaltöffnungen durch ihre unregelmässig drei- bis fünfseitige Umrissform auf, ferner durch die zur Richtung der Scheidewände der Schliesszellen rechtwinkelige Stellung der Spalte, und endlich dadurch, dass die Querwände zwischen den Schliesszellen theilweise oder ganz resorbirt werden. Die Schliesszellwände sind ringsum gleichmässig zart und unverdickt. Dass bei Salvinia und Azolla die Spaltöffnungen nicht nach dem Schwimmblatttypus gebaut sind, hängt meines Erachtens damit zusammen,

dass der Schutz gegen capillare Verstopfung der Spalten auf andere Weise, nämlich durch die Behaarung des Laubes, erzielt wird.

Bei den Laubmoosen[21]) besitzt blos das Sporogonium die Fähigkeit, Spaltöffnungen zu bilden, welche oft in grosser Anzahl am Kapselhalse, dem Assimilationsorgan, und auch an der grünen Kapselwand zu finden sind. Die Mechanik der Schliesszellen von Mnium ist schon früher klargelegt worden. Bei Funaria hygrometrica und Physcomitrium pyriforme besteht der ausgebildete Spaltöffnungsapparat nicht aus zwei getrennten Schliesszellen, sondern er stellt, wie schon W. Ph. Schimper erkannt hat, einen einzigen ringförmig geschlossenen Schlauch vor. Von mir wurde dann nachgewiesen, dass dieser Schlauch zwei symmetrisch gelagerte Zellkerne besitzt und aus der Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Schliesszellen hervorgeht, deren Scheidewände vollständig aufgelöst werden. Bei den Polytrichum-Arten besitzt ein- und dieselbe Kapsel häufig dreierlei Spaltöffnungen: 1. normal zweizellige; 2. solche mit fusionirten Schliesszellen; 3. solche mit in der Mitte quergetheilten Schliesszellen; diese letzteren sind also vier- statt zweizellig.

Welchen Sinn die Resorption der die Schliesszellenden trennenden Wandungsstücke bei Azolla und Funaria hat, ist unbekannt. Vielleicht sollen dadurch

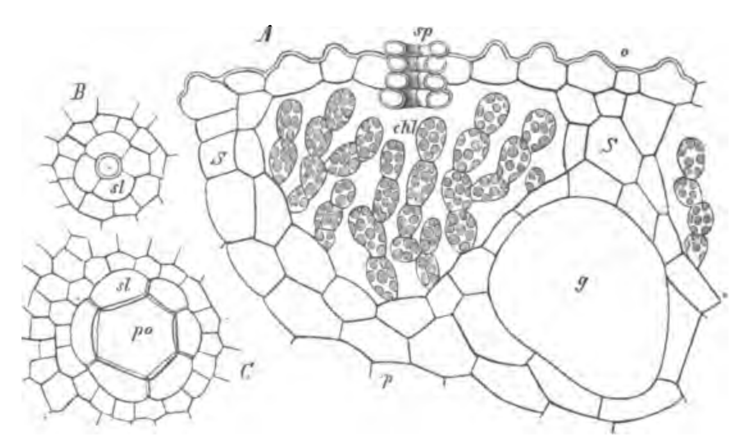


Fig. 168. Athemöffnung eines jungen Fruchtträgers von Marchantia polymorpha. *A* senkrechter Schnitt, *o* Epidermis, *S* Scheidewand zwischen den Luftkammern, *chl* Chlorophyllzellen, *g* Schleimbehälter, *sp* Athemöffnung. *B* und *C* junge Athemöffnungen von oben gesehen. V. 550; nach Sachs. (Sachs, Lehrbuch.)

Turgordifferenzen zwischen den beiden Schliesszellen unmöglich gemacht werden. Da bei Polytrichum auch typisch zweizellige und sogar vierzellige Spaltöffnungen vorkommen, so kann hier die Verschmelzung der Schliesszellen nur die Bedeutung einer Constructionsvariation haben.

Bei den Lebermoosen kommen typisch zweizellige Spaltöffnungen blos am Sporogonium von Anthoceros vor. Dagegen besitzt die thallose Geschlechtsgeneration der Marchantiaceen Spaltöffnungen, die von denen der Gefässpflanzen und der übrigen Moose so sehr verschieden sind, dass man für sie eine besondere Bezeichnung vorschlug, und sie Athemöffnungen[22]) nannte. Auf dem Thallus von Preissia und Marchantia stellt die Athemöffnung einen tonnenförmigen Canal vor, welcher von mehreren übereinander befindlichen Ringen von Zellen begrenzt

wird (Fig. 168); die Fähigkeit des Oeffnens und Schliessens scheint nach den bisherigen Beobachtungen durchaus zu fehlen. Jede Athemöffnung führt in eine Luftkammer, in welcher sich das Assimilationsgewebe befindet.

6. Die Nebenzellen der Spaltöffnungen.

Sehr häufig sind die den Schliesszellen benachbarten Epidermiszellen anders gebaut als die übrigen typischen Oberhautelemente und gehören sowohl in anatomischer Hinsicht, wie auch ihrer Function nach gewöhnlich zum Spaltöffnungsapparate im weiteren Sinne des Wortes. Ihre Bedeutung kann eine sehr verschiedenartige sein. So bilden sie z. B. bei den Cyperaceen und Bromeliaceen mit ihren dünnen Aussen- und Innenwänden die Hautgelenke der Spaltöffnung. Sehr häufig stellen sie die Wände und wallartigen Ueberwölbungen der äusseren Athemhöhlen her. Bei einigen Restiaceen begrenzen ihre dickwandigen Ausstülpungen seitlich die innere Athemhöhle, bei Tradescantia viridis verstopfen sie diese.

Von W. Benecke[23]) ist darauf hingewiesen worden, dass zwei und mehr Nebenzellen besonders häufig bei Succulenten und überhaupt bei xerophilen Pflanzen die Schliesszellen umsäumen. Er schreibt ihnen daher die Function zu, den Einfluss der beim Schrumpfen der Blätter unvermeidlichen Zug- und Druckwirkungen auf die Schliesszellen abzuschwächen. Wenn die Aussen- und Innenwände der Nebenzellen zartwandig sind, so werden sie allerdings die Schliesszellen gegen den Seitendruck der schrumpfenden Epidermis schützen können, indem sie selbst zusammengedrückt werden. Ihre Aufgabe ist in diesem Falle eine analoge wie ihre Function als Hautgelenk; sie bewirken, dass die Umrissform des Spaltöffnungsapparates durch die starren Epidermiswände nicht beeinträchtigt wird.

7. Vorkommen, Vertheilung und Lage der Spaltöffnungen.

Aus dem Umstande, dass die Spaltöffnungen die offene Communication der Durchlüftungsräume der Pflanze mit der äusseren Atmosphäre herzustellen haben, erklärt sich ohne weiteres, dass diese Apparate blos an den von Luft umgebenen Pflanzentheilen vorkommen, den Wurzeln dagegen und den submersen Theilen fehlen, und dass die Epidermis blos dort von Spaltöffnungen durchbrochen wird, wo dieselbe ein von Intercellularräumen zum mindesten nicht armes Gewebe überdeckt. Ueber subepidermalen Bastrippen, Bastringen, Collenchymsträngen etc. werden deshalb in der Regel keine oder nur spärliche Spaltöffnungen ausgebildet.

Abgesehen von den Wurzeln giebt es wohl keine Pflanzenorgane, an welchen man nicht Spaltöffnungen gefunden hätte. Am reichlichsten kommen sie aber an den Laubblättern vor, den Assimilations- und zugleich auch Transpirationsorganen der Pflanze. Hier kommen durchschnittlich 100 —300 Spaltöffnungen auf den Quadratmillimeter. Im Maximum wurden von Ad. Weiss[24]) auf der Blattunterseite von Olea europaea 675, von Unger bei Brassica Rapa 716 pro Quadratmillimeter gefunden. Wie der Bau, so steht auch die Menge der Spaltöffnungen in Beziehung zu der Transpirationsgrösse der betreffenden Pflan-

zen, beziehungsweise zu ihren Standorten; allein diese Beziehungen sind offenbar weit verwickelter, als es auf den ersten Blick erscheinen möchte. Es ist eben nicht zu vergessen, dass die Spaltöffnungen bei den verschiedenen Pflanzen sehr verschieden gebaut sind. Die Weite der Centralspalte ist grossen Schwankungen unterworfen, die Einsenkung unter das Niveau der Epidermis ist ungleich gross u. s. w. So kann es kommen, dass eine Spaltöffnung der einen Pflanze in Bezug auf den Gasaustausch eben so viel leistet, als wie 2—3 Spaltöffnungen einer anderen Pflanze; damit ist auch schon gesagt, dass ein weitergehender Parallelismus zwischen der Menge der Spaltöffnungen und den Feuchtigkeitsverhältnissen der jeweiligen Standorte nicht zu erwarten ist. Blos im Allgemeinen lässt sich der Satz aufstellen, dass mit der wachsenden Trockenheit des Standortes die Zahl der Spaltöffnungen abnimmt. Einer von Tschirch zusammengestellten Tabelle entnehme ich folgende, den angeführten Satz illustrirende Zahlen:

		Zahl der Spaltöffnungen p. qmm Blattoberseite	Blattunterseite
Nymphaea alba	Wasser	460	0
- thermalis		625	0
Quercus Robur	feuchte Wälder	0	346
- pedunculata		0	288—438
Prunus domestica	Obstgärten	0	253
Pirus Malus		0	246
Triticum sativum	Felder	47	32
Avena sativa		40	27
Sedum acre	steinige,	21	14
Sempervivum tectorum	trockene Stellen	11	14

Begreiflicherweise erhält man um so vergleichbarere Zahlen, je näher die betreffenden Pflanzenformen einander verwandt sind. Von Zingeler, welcher verschiedene Carex-Arten verglich, und Pfitzer, welcher seine Untersuchungen auf die Gräser beschränkte, sind deshalb verhältnissmässig sehr übereinstimmende Zahlen ermittelt worden.

An dorsiventral gebauten Blättern treten die Spaltöffnungen hauptsächlich auf der Unterseite auf, d. i. auf derselben Seite, welche das intercellularreiche Schwammparenchym zur Ausbildung bringt. Isolaterale Blätter, welche beiderseits gleich gebaut sind, führen auch eine gleiche Anzahl von Spaltöffnungen auf beiden Seiten. Dass auf dem Wasser schwimmende Blätter die Stomata ausschliesslich auf der Oberseite ausbilden, bedarf keiner Erläuterung.

Die Spaltöffnungen sind in der mit ihnen versehenen Epidermis entweder gleichmässig vertheilt, oder in Gruppen und Längsstreifen angeordnet. In letzterem Falle besitzen sie dann häufig gemeinschaftlich innere und äussere Athemhöhlen.

Hinsichtlich der Lage der Spaltöffnungen in Bezug auf die Organoberfläche ist bereits früher darauf hingewiesen worden, dass sie bei nicht xerophilen Pflanzen gewöhnlich im Niveau der Epidermis liegen; ebenso ist ihre Einsenkung unter dasselbe bei xerophilen Gewächsen und überhaupt bei solchen Pflanzen, die einen ausgiebigen Transpirationsschutz benöthigen, schon früher erörtert worden. Es ist hier daher nur die dritte Lagerungsweise zu besprechen, die Erhebung der Spaltöffnungen über das Niveau der Epidermis, welche in

sehr verschiedenartigen Abstufungen zu beobachten ist. Zuweilen ist sie kaum angedeutet, in manchen Fällen aber, wie z. B. am Fruchtstiel von Cucurbita Pepo, so stark ausgeprägt, dass die Spaltöffnung am Scheitel einer kegelförmigen oder cylindrischen Papille liegt, die von der Athemhöhle durchzogen wird (Fig. 169). Der biologische Vortheil, welcher mit dieser Lage der Spaltöffnungen verbunden ist, kann einstweilen noch nicht mit Sicherheit angegeben werden. Aus dem Umstande, dass emporgehobene Spaltöffnungen nicht selten an Pflanzen feuchter, schattiger Standorte, wie z. B. bei verschiedenen Farnen, vorkommen, könnte gefolgert werden, dass die exponirte Lage der Stomata ein Mittel zur Erhöhung der Transpiration vorstellt. Auch leicht benetzbare Blätter besitzen oft emporgehobene Spaltöffnungen, was vielleicht als Schutzmittel gegen eine länger andauernde capillare Verstopfung der Spalten mit Wasser zu deuten ist. Andererseits ist diese Lage der Stomata auch an sehr stark behaarten Blättern, in gemeinschaftlichen äusseren Athemhöhlen und Längsrinnen zu beobachten; in diesem Falle lässt sich kaum ein plausibler Grund dafür angeben.

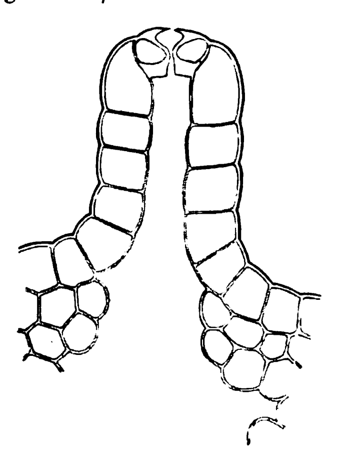


Fig. 169. Emporgehobene Spaltöffnung am Fruchtstiel von Cucurbita Pepo.

8. Functionsverlust und Functionswechsel der Spaltöffnungen.

Bei vielen Pflanzen verlieren die Schliesszellen mit dem Alter in höherem oder geringerem Grade ihre Beweglichkeit, so dass ein vollständiger Spaltenverschluss nicht mehr möglich ist. Verhältnissmässig früh geht die Verschlussfähigkeit der Spaltöffnungen bei den Schwimmgewächsen und anderen Wasserpflanzen verloren, ferner bei manchen Bewohnern sehr feuchter, schattiger Standorte, was zweifellos mit der geringeren Schutzbedürftigkeit gegen zu starke Transpiration zusammenhängt. Dabei ist aber ausdrücklich zu bemerken, dass bei keiner der von Leitgeb und mir untersuchten Pflanzen die Fähigkeit zur Erweiterung oder Verengerung der Spalten von Anfang an vollkommen fehlt. Bei Lemna minor fand ich an ausgewachsenen Sprossen die Beweglichkeit der Schliesszellen so gut wie ganz erloschen. Bei Limnocharis nymphoides wird nach Glycerinzusatz die Mehrzahl der Spaltöffnungen geschlossen, häufig ist aber der Verschluss ein unvollständiger. Bei Salvinia natans findet bereits an noch jungen Blättern zumeist blos eine Spaltenverengerung statt, wenn der Turgor der Schliesszellen aufgehoben wird. Bei Impatiens parviflora mit ihrem so leicht welkenden Laube sind die Spaltöffnungen im jugendlichen Zustande sämmtlich verschlussfähig; am ausgewachsenen Blatte sind jene der Oberseite vollständig verschliessbar, jene der Unterseite werden nach Glycerinzusatz zum Theil ganz geschlossen, zum Theil blos verengert; eine nicht unbeträchtliche Anzahl bleibt aber weit offen und hat ihre Beweglichkeit vollständig einge-

büsst. Auch sonst lässt sich häufig beobachten, dass die Spaltöffnungen eines Blattes sehr ungleichzeitig ihre Verschlussfähigkeit verlieren, was wahrscheinlich mit ihrem ungleichen Alter zusammenhängt.

Von einem eigentlichen Functionsverlust der Spaltöffnungsapparate kann aber erst dann gesprochen werden, wenn sich derselbe bereits in der phylogenetischen Entwickelung einstellt, wenn also **rückgebildete** Spaltöffnungen vorliegen. Solche Rückbildungserscheinungen habe ich in verschiedenen Stufen an den Kapseln mehrerer Laubmoose beobachtet. Am meisten rückgebildet sind aber die Spaltöffnungen der Sphagnum-Kapsel. Von den mehr als 300 Spaltöffnungen welche an der Kapsel von Sphagnum acutifolium angelegt werden, kommt es bei keiner zur Ausbildung einer Spalte zwischen den beiden sich noch ganz scharf differenzirenden Schliesszellen und ebenso unterbleibt auch die Ausbildung einer inneren Athemhöhle. Dieser weitgehenden Rückbildung der Spaltöffnungen entspricht das vollständige Fehlen eines Assimilationsgewebes.

Da die Stomata normalerweise die einzigen Durchbrechungen der Epidermis vorstellen, so erscheint es begreiflich, dass die Pflanze von ihnen nicht selten auch in jenen Fällen Gebrauch macht, wo es sich um die Ausscheidung von tropfbar-flüssigen Stoffen handelt. Hierher gehören vor allem die sogenannten Wasserporen, sowie die sogenannten Saftventile verschiedener Nectarien (vgl. den nächsten Abschnitt). Die angeblich Wachs ausscheidenden Stomata mancher Früchte (Cydonia japonica, Rosa glandulosa, Prunus Cerasus etc.) sind noch näher zu untersuchen.

B. Die Lenticellen[25].

So wie die Epidermis wird auch das Periderm von Pneumathoden durchsetzt, welche seit de Candolle als Lenticellen bezeichnet werden. Schon in

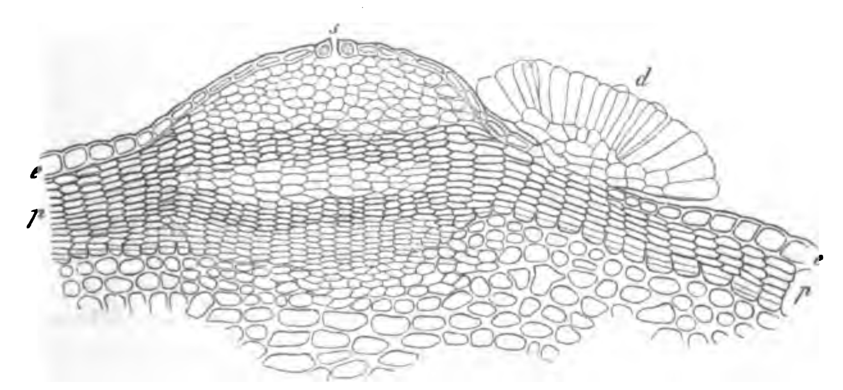


Fig. 170. Lenticelle eines einjährigen Zweiges von Betula alba, *e* Epidermis, *s* Spaltöffnung, *d* Drüsenschuppe *p—p* Periderm. Ueber der Verjüngungsschicht und zwischen dem Füllgewebe befindet sich je ein Zwischenstreifen. V. 145; nach de Bary.

der Entwickelungsgeschichte macht sich die analoge Bedeutung der Spaltöffnungen und Lenticellen geltend: An den jungen Trieben unserer Holzgewächse entsteht jede Lenticelle, wie schon Unger beobachtete, unter einer Spaltöffnung

und setzt so gewissermaassen deren Function fort, nachdem an Stelle der Epidermis das Periderm getreten ist.

Die Lenticelle ist im ausgebildeten Zustande ein linsenförmiger, in das Periderm eingesetzter Gewebekörper. Zu innerst besteht sie aus der meristematischen Verjüngungsschicht, welche seitlich ringsum im Phellogen ihre Fortsetzung findet. Der Hauptsache nach wird aber die Lenticelle von einem interstitienreichen Füllgewebe gebildet, nach dessen Beschaffenheit man mit Stahl zwei Haupttypen dieser Organe unterscheiden kann. Der einfachere Typus wird durch eng verbundene Füllzellen charakterisirt, so dass das Füllgewebe trotz seiner Intercellularen ziemlich dicht und derb ist. Hierher gehören die Lenticellen von Sambucus, Lonicera, Evonymus, Salix, Gingko u. a. Weit häufiger ist aber der zweite Typus, der sich durch rundliche, locker verbundene Füllzellen auszeichnet. Damit nun das lockere Füllgewebe, das meist eine brüchige oder pulverige Beschaffenheit zeigt, nicht auseinanderfalle, werden von der Verjüngungsschicht zeitweise sogenannte Zwischenstreifen gebildet, welche aus einer oder mehreren Schichten von engverbundenen Zellen bestehen und von Intercellulargängen quer durchsetzt werden. Auf diese Weise halten die Zwischenstreifen als derbe, über das Füllgewebe gespannte Häute das eben genannte Gewebe zusammen, ohne den Gasaustausch zu verhindern. Die Zwischenstreifen werden von dem nachrückenden Füllgewebe schliesslich gesprengt und dann nach einiger Zeit durch neue ersetzt. Diesem Typus gehören die Lenticellen von Ulmus, Robinia, Sophora, Alnus, Betula (Fig. 170), Sorbus, Prunus, Aesculus u. a. an. — Bei beiden Typen sind die Zellen des Füllgewebes abgestorben, lufthaltig und mit dünnen, oft gebräunten Wandungen versehen.

Die Wegsamkeit der Lenticellen für Gase ergiebt sich schon aus ihrem anatomischen Bau. Die Intercellularen der Rinde setzen sich in Durchlüftungscanäle fort, welche die Verjüngungsschicht quer durchsetzen, sich im Füllgewebe allseits ausbreiten, die Zwischenstreifen durchqueren und, da die Epidermis über der ausgebildeten Lenticelle stets gesprengt ist, schliesslich direct mit der äusseren Atmosphäre communiciren. Auch auf experimentellem Wege kann man sich von der Function der Lenticellen als Pneumathoden leicht überzeugen. Wenn man einen mit Lenticellen versehenen Zweig luftdicht an den kürzeren Schenkel eines U-förmig gekrümmten Glasrohres befestigt, den ganzen Zweig bis zur oberen zugekitteten Schnittfläche in ein mit Wasser gefülltes Glasgefäss taucht und in den längeren Schenkel des Glasrohres Quecksilber giesst, so sieht man schon bei ganz geringem Drucke reichliche Luftblasen aus den Lenticellen austreten. Wenn nun auch dieser Versuch sehr leicht gelingt, so wird man doch vergebens an anderen Stellen der Zweigoberfläche, sei es durch Verletzung des Periderms, oder durch Ablösung desselben vom Rindenparenchym, einen reichlichen Austritt von Luftblasen zu bewirken suchen. Es geht daraus hervor, dass die Lenticellen nicht blos partielle Durchbrechungen des Periderms vorstellen, sondern auch Vereinigungspunkte des Durchlüftungssystems.

Was hier über die Beziehungen der Lenticellen zum Gasaustausche im Allgemeinen gesagt wurde, das gilt natürlich auch für die Transpiration im Besonderen. Wenn nun auch in letzterer Hinsicht den Lenticellen lange nicht jene Bedeutung zukommt, wie den Spaltöffnungen, so erschien es mir doch nicht

ohne Interesse, einige zahlenmässige Daten über die Beeinflussung der Transpiration durch die Lenticellen zu gewinnen. Die diesbezüglichen Versuche wurden in der Weise durchgeführt, dass ich ältere Zweigstücke verschiedener Bäume an den Schnittflächen mit Siegellack fest verschloss und die Lenticellen mit dickflüssigem Asphaltlack verklebte; an ebenso grossen Vergleichszweigen wurden die Asphalttüpfelchen in gleicher Anzahl und Grösse zwischen den Lenticellen angebracht. Durch tägliche Wägungen bestimmte ich die Gewichtsverluste der derartig präparirten Zweige und konnte so den Einfluss der Lenticellen auf die Wasserabgabe seitens der Zweige zahlenmässig feststellen. Nachstehende kleine Tabelle enthält einige Versuchsresultate in übersichtlicher Zusammenstellung. Die mitgetheilten Zahlen bedeuten die jeweiligen Gewichtsverluste, ausgedrückt in Procenten des Anfangsgewichtes der Zweige.

Zeitangabe	Sambucus nigra Lenticellen		Triaenodendron caspicum Lenticellen		Morus alba Lenticellen	
	offen	geschlossen	offen	geschlossen	offen	geschlossen
Nach 5 Tagen	10,60	7,66	5,35	3,38	9,76	9,26
- 10 -	19,65	15,90	11,10	7,69	19,84	17,47
- 15 -	28,02	23,71	16,41	12,18	27,75	24,62

Die Unterschiede in der Transpiration der Zweige mit offenen und geschlossenen Lenticellen sind also nicht unansehnlich. Auch Klebahn, welcher diese Versuche mit den Zweigen anderer Bäume wiederholt hat, fand ähnliche Unterschiede.

Bezüglich der Vertheilung der Lenticellen ist zu erwähnen, dass dieselben meinen Beobachtungen zufolge an vertical stehenden Zweigen ringsum ziemlich gleichmässig vertheilt sind, an horizontal stehenden dagegen auf der Unterseite viel reichlicher auftreten, als auf der Oberseite. Doch gleicht sich mit zunehmendem Alter der Aeste diese ungleiche Vertheilung allmählich aus. Besonders auffallend sind in dieser Hinsicht Gleditschienzweige (Gl. triacanthos), von welchen z. B. ein einjähriges, 20 cm langes Zweigstück auf der Oberseite durchschnittlich 73, auf der Unterseite 210 Lenticellen aufwies. Dass wir in dem Vorwiegen dieser Organe an der Zweigunterseite eine Erscheinung vor uns haben, welche analog ist dem Vorwiegen der Spaltöffnungen an der Blattunterseite, dies kann wohl bei der Gleichartigkeit der physiologischen Function dieser Organe nicht bezweifelt werden.

C. Die Pneumathoden der Luftwurzeln.

1. Die Pneumathoden der Athemwurzeln. Schon bei früherer Gelegenheit wurde erwähnt, dass bei den Athemwurzeln der Jussiaea-Arten das Aërenchym nach Zersprengung der Epidermis direct an das umgebende Medium grenzt. Gewöhnlich sind aber die Athemwurzeln mit besonderen Pneumathoden ausgerüstet, welche bei Avicennia officinalis und Laguncularia racemosa im Wesentlichen den Bau gewöhnlicher Lenticellen zeigen, von denen die mehrschichtige Korkhülle durchbrochen wird. Bei Sonneratia acida wird die Athemwurzel nach Goebel von dünnen Korkhäuten, die aus je drei Zelllagen bestehen, umgeben, welche mit 1—2 und mehr Schichten von kugeligen Zellen abwechseln, die an die Füllzellen der Lenticellen erinnern, während die Kork-

häute mit den Zwischenstreifen zu vergleichen wären. So ist die ganze Wurzel gewissermaassen mit einer einzigen Pneumathode versehen, die, wie Karsten bemerkt, mit einer über die gesammte Oberfläche verbreiteten, grossen Lenticelle vergleichbar ist. Einen eigenthümlichen Bau weisen die von Jost untersuchten Pneumathoden der Athemwurzeln verschiedener Palmen, besonders Phoenix-Arten, auf. Sie erscheinen dem unbewaffneten Auge als weissliche, mehlige Gewebepartien, welche entweder blos die angeschwollene Wurzelspitze bedecken, oder gleichfalls etwas angeschwollene Querzonen der Wurzel ringförmig umgeben. Bei mikroskopischer Untersuchung sieht man, dass an den betreffenden Stellen über dem Rindenparenchym an Stelle des hypodermalen Bastringes rundzelliges Sklerenchym mit Intercellularspalten auftritt, das dann noch von einer intercellularreichen, rel. dünnwandigen Schwammgewebsschicht bedeckt wird. Schon ein geringer Druck reicht hin, um analog wie bei Lenticellen tragenden Zweigen Luft durch die Pneumathoden zu pressen.

2. Die Pneumathoden der Orchideen-Luftwurzeln[26]) sind bereits von Leitgeb eingehend beschrieben worden, ihre Function hat aber erst A. F. W. Schimper erkannt. Sie geben sich dem unbewaffneten Auge als ziemlich auffallende weisse Flecken zu erkennen, die besonders deutlich hervortreten, wenn sich die Wurzelhülle mit Wasser vollgesogen hat. Meist sind sie in der Richtung der Wurzelachse gestreckt und in mehr oder minder regelmässigen Längsreihen angeordnet; bei cylindrischen Luftwurzeln zeigen sie eine ringsum gleichmässige Vertheilung, bei bandförmig dorsiventralen, wie z. B. den grünen, als Assimilationsorgane fungirenden Luftwurzeln von Aëranthus fasciola und Taeniophyllum Zollingeri, treten sie blos an der dem Substrate zugekehrten, resp. auf der Schattenseite auf.

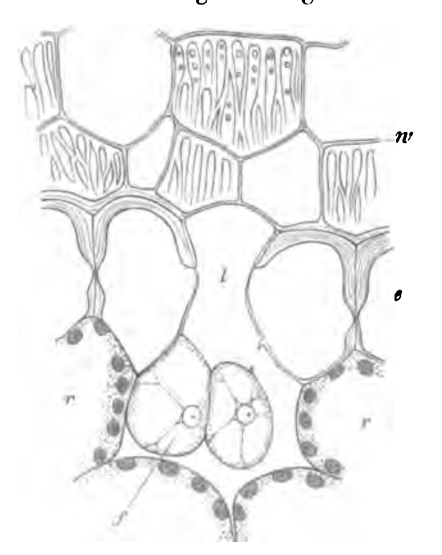


Fig. 171. Pneumathode der assimilirenden Wurzel von Taeniophyllum Zollingeri (Querschnittsansicht) *w* Wurzelhülle, *e* Exodermis, *l* luftführende Exodermiszelle, deren untere, rechte Wand grob durchlöchert ist, *r* chlorophyllführende Rinde, *f* Füllzellen.

Jede Pneumathode setzt sich aus drei Theilen zusammen, einem zur Wurzelhülle, einem zur Exodermis und einem zum Rindenparenchym gehörigen Theile. Der erste besteht aus einer keilförmigen Partie der Wurzelhülle, deren Zellen sich histologisch durch derbere Membranverdickungen auszeichnen; die Spiralfasern sind zahlreicher oder an ihrer Stelle tritt eine gleichmässige Membranverdickung mit spaltenförmigen Tüpfeln auf. In physiologischer Hinsicht sind diese Zellen dadurch gekennzeichnet, dass sie, wie schon Leitgeb gefunden hat, die Luft hartnäckig festhalten, wenn sich die übrigen Zellen der Wurzelhülle mit Wasser vollsaugen. Diese keilförmige Gewebepartie sitzt mit ihrer Kante einer einzigen, selten zwei bis drei dünn-

wandigen, gestreckten, luftführenden Exodermiszellen auf (Fig. 171 *l*), an welche innen eine oder mehrere Reihen von rundlichen Parenchymzellen grenzen (Fig. 171 *f*), die von Janczewski ihres farblosen, wässerigen Inhaltes wegen als »cellules aquifères«, bezeichnet werden, die aber zufolge der weiten Intercellularräume, die sie zwischen sich frei lassen, eher mit den Füllzellen der Lenticellen zu vergleichen sind. Die lufterfüllten Intercellularen grenzen auch direct an die dünnwandige, lufthaltige Exodermiszelle. Bei Taeniophyllum Zollingeri beobachtete ich, dass die Innenwand dieser Zelle, dort wo sie an die Intercellularen grenzt, stellenweise resorbirt wird, so dass grosse Löcher entstehen, welche eine offene Communication der Intercellularräume mit dem Lumen der dünnwandigen Exodermiszelle herstellen.

Die Pneumathoden der Orchideen-Luftwurzeln stellen demnach zwar keine offenen Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems vor, indem wenigstens die Aussenwand der lufthaltigen Exodermiszelle vollkommen intact bleibt, doch ist die Permeabilität aller Zellwandungen der Pneumathode für Luft nach Schimper's Beobachtungen eine so grosse, dass auch auf dem Wege der Membrandiffusion ein genügender Gasaustausch erfolgen kann.

IV. Die Entwickelungsgeschichte des Durchlüftungssystems.

Was für die verschiedenen Gewebesysteme gilt, hat auch für das System der lufterfüllten Intercellularräume Geltung: ihre Entwickelungsgeschichte kann eine sehr verschiedenartige sein. Die meisten Durchlüftungsräume entstehen schizogen, d. h. durch einfaches Auseinanderweichen der Zellen unter Spaltung der ursprünglich gemeinsamen Wände resp. der Mittellamelle. Hierher gehören z. B. die Luftgänge und Luftkammern von Papyrus antiquorum, Lemna, Trapa, Potamogeton, Ceratophyllum, Nymphaeaceen etc. In anderen Fällen entstehen die Durchlüftungsräume lysigen oder rhexigen, d. h. durch Desorganisation, durch Collabiren und Zerreissen vergänglicher Zellen und Zellgruppen, zwischen denen allerdings zunächst erst kleinere schizogene Intercellularen gebildet werden. Als Beispiele sind die Luftgänge der meisten Cyperaceen, Gramineen und Equiseten zu nennen. Im Einzelnen zeigt sich nun in der Entstehung der schizogenen und lysigenen Durchlüftungsräume eine überaus grosse Mannigfaltigkeit[27]).

Das Aërenchym ist theils grundmeristematischen Ursprungs, theils geht es aus einem Folgemeristem hervor, welches entwickelungsgeschichtlich dem Phellogen homolog ist.

Die Zellen des gesammten Spaltöffnungsapparates sind theils protodermalen theils grundparenchymatischen Ursprungs. Die Schliesszellen gehen natürlich stets aus einer protodermalen Mutterzelle hervor, sie sind Schwesterzellen; doch treten gewöhnlich, bevor es zur Bildung der Scheidewand zwischen den Schliesszellen kommt, vorerst noch vorbereitende Theilungen auf, die sich in sehr verschiedenartiger Weise vollziehen können[28]). Denselben verdanken die Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates ihre Entstehung. Ohne auf die zahlreichen Variationen dieses Vorganges näher einzugehen, sei hier blos auf

die Entstehung des Spaltöffnungsapparates bei den Crassulaceen und bei Mercurialis hingewiesen. Die protodermale Urmutterzelle theilt sich bei diesen Pflanzen nach den Normen des Scheitelzellwachsthums, und zwar bei den Crassulaceen nach drei verschiedenen Richtungen, bei Mercurialis nach dem Typus der zweischneidigen Scheitelzelle, durch alternirend rechts und links auftretende Wände (Fig. 172).

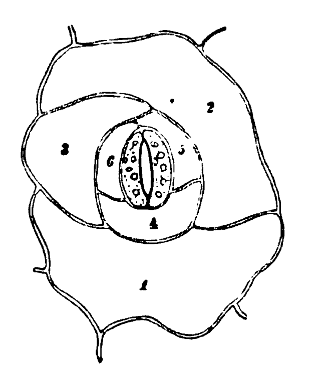


Fig. 172. Spaltöffnungsapparat von Sempervivum sp. sammt seinen Nebenzellen; dieselben sind ihrer Entstehungsfolge nach beziffert.

Die Lenticellen können sowohl an jungen, noch mit der Epidermis versehenen Trieben entstehen, wie auch an älteren, bereits vom Periderm umgebenen Zweigen. Im ersteren Falle ist ihre Entstehung nach Stahl die folgende: Die unter einer Spaltöffnung gelegenen, die Athemhöhle begrenzenden Parenchymzellen theilen sich unter Grössenzunahme und ihre Tochterzellen bringen als farbloses Füllgewebe die Athemhöhle zum Verschwinden. Durch tangentiale Theilungen einer uhrglasförmigen Zelllage wird die Verjüngungsschicht gebildet, welche stets neue Füllzellen nach aussen abscheidet. In Folge des Druckes seitens der andrängenden Füllzellen wölbt sich die Epidermis immer mehr empor und zerreisst endlich. Das nunmehr austretende Füllgewebe bildet die kleinen wulstförmigen Erhabenheiten der Lenticelle. — An älteren, bereits mit Periderm versehenen Zweigen entstehen die Lenticellen derart, dass an bestimmten circumscripten Stellen das Phellogen statt interstitienloser Korkzellen das an Intercellularen reiche Füllgewebe bildet und so zur Verjüngungsschicht der Lenticelle wird. Wie im früheren Falle die Epidermis, wird bei dieser Entstehungsweise die über dem Füllgewebe befindliche Korklage zerrissen.

Anmerkungen.

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. Bd. p. 100 ff.; J. Wiesner, Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen, Sitzungsber. der Wiener Acad. 79. Bd. I. Abth. 1879; Lietzmann, Ueber die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in Bezug auf atmosphärische Luft, Flora 1887; Wiesner und Molisch, Untersuchungen über die Gasbewegung in der Pflanze, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, math.-naturw. Cl. Bd. 98. I. Abth. 1889.

2) Ch. Luerssen, Bot. Ztg., 1873; Derselbe, Sitzungsberichte der naturf. Gesellschaft zu Leipzig 1875.

3) Vgl. R. Kühn, Untersuchungen über die Anatomie der Marattiaceen und anderer Gefässkryptogamen, Flora 1889 p. 487. Das von Kühn untersuchte Material wurde von Goebel bei Tjibodas (Java) gesammelt und gehörte einer mit Nephrodium stipellatum nahe

verwandten Art an. Die von mir untersuchten Wedel habe ich in der Schlucht des Tjiapus am Fusse des Salak bei Buitenzorg (Java) gesammelt.

4) E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation, Bot. Ztg., 1894; F. Blackman, Experimental researches on vegetable assimilation and respiration, I. und II., Philosophical transactions of the Royal Society of London Bd. 186, 1895.

5) F. W. C. Areschoug, Der Einfluss des Klimas auf die Organisation der Pflanze, insbesondere auf die anatomische Structur der Blattorgane, Bot. Jahrbücher, herausgeg. von Engler, II. Bd. V. Heft 1882.

6) A. Tschirch, Linnaea, Neue Folge, IX. Bd. Heft 3 und 4 p. 154 ff.

7) K. Goebel, Wasserpflanzen, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil, 1891 p. 268. — Auch die büschelförmigen Auswüchse an den Blättern verschiedener Podostemaceen vergleicht Goebel mit Kiemen und nennt sie »Kiemenbüschel«, obgleich sie dicht mit Chlorophyllkörpern und Stärke versehen sind, und deshalb von Warming als Verstärkungen des Assimilationsapparates aufgefasst werden, eine Annahme, welcher auch Goebel beipflichtet. Die Bezeichnung »Kiemenbüschel« ist hier deshalb nicht recht am Platze, weil man unter »Kiemen« auch nach Uebertragung dieses Begriffes auf das botanische Gebiet ausschliesslich Athmungsorgane zu verstehen hat.

8) H. Schenck beschränkt die von ihm eingeführte Bezeichnung »Aërenchym« auf das dem Kork homologe, von einem Phellogen erzeugte Durchlüftungsgewebe. Ich pflichte Goebel bei, wenn er es (l. c. p. 256) für zweckmässig erklärt, den Begriff des Aërenchyms nicht entwickelungsgeschichtlich, sondern biologisch (resp. anatomisch-physiologisch) zu umgrenzen.

9) K. Goebel, Ueber die Luftwurzeln von Sonneratia, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1886; L. Jost, Ein Beitrag zur Kenntniss der Athmungsorgane der Pflanzen, Bot. Ztg. 1887; H. Schenck, Ueber die Luftwurzeln von Avicennia tomentosa und Laguncularia racemosa, Flora 1889; Derselbe, Ueber das Aërenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 20, 1889; G. Karsten, Ueber die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel, Bibliotheca botanica 22. Hft 1891 p. 46 ff.

10) S. Rosanoff, Ueber den Bau der Schwimmorgane von Desmanthus natans Willd., Bot. Ztg. 1871.

11) Die Gesammtbezeichnung »Pneumathoden« für sämmtliche Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems wurde von Jost (l. c.) vorgeschlagen.

12) H. v. Mohl, Welche Ursachen bewirken die Erweiterung und Verengerung der Spaltöffnungen Bot. Ztg. 1856; Fr. Unger, Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen, Beiträge zur Physiologie der Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 25, 1857; N. J. C. Müller, Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnung, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. VIII. 1872; S. Schwendener, Ueber Bau und Mechanik der Spaltöffnungen, Monatsberichte der Berliner Academie der Wissensch. 1881; G. Haberlandt, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose, V. Die Spaltöffnungen der Laubmoos-Sporogonien, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XVII 1886; H. Leitgeb, Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate, Mittheilungen aus dem bot. Institute zu Graz, I. Bd. 1886; R. Schaefer, Ueber den Einfluss des Turgors der Epidermiszellen auf die Function des Spaltöffnungsapparates, Inaugural-Dissertation, Berlin 1887 und Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 19; G. Haberlandt, Zur Kenntniss des Spaltöffnungsapparates, Flora 1887.

13) Garreau, Annales d. sciences nat. III. S. Bd. 13 1849. (Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. Bd. p. 144); Fr. v. Hoehnel, Ueber den Gang des Wassergehaltes und der Transpiration bei der Entwickelung des Blattes, Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik, I. Bd. 4. Heft.

14) A. Merget, Sur les fonctions de feuilles. Rôle des stomates dans l'éhalation et dans l'inhalation de vapeurs aqueuses par les feuilles. Comptes rendus, T. 87, p. 293; E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation, Bot. Ztg. 1894.

15) G. Kohl, Ueber Assimilationsenergie und Spaltöffnungsmechanik, Bot. Centralblatt Bd. 64, 1895 p. 109.

16) E. Pfitzer, Beiträge zur Kenntniss der Hautgewebe der Pflanzen, II. Ueber das Hautgewebe einiger Restionaceen, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. VII 1870 A. Tschirch, Ueber einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit specieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates, Linnaea,

Neue Folge, Bd. IX. 1881; Derselbe, Der anatomische Bau des Blattes von Kingia australis R. Br. Abhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg Bd. XXIII. 1881; K. Wilhelm, Ueber eine Eigenthümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen, Berichte der d. bot. Ges. 1883; G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, Berlin 1887 p. 49 ff.; E. Gilg, Beträge zur vergl. Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceen, Engler's bot. Jahrbücher, Bd. XXII. 1891.

17) M. Westermaier, Beiträge zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems, III. Monatsberichte der Berliner Academie 1881.

18) G. Haberlandt, Ueber die Beziehungen zwischen Lage und Function des Zellkernes, Jena 1886.

19) G. Haberlandt, Zur Kenntniss des Spaltöffnungsapparates, II. Die Spaltöffnungen der Schwimmpflanzen, Flora 1887.

20) G. Kraus, Ueber den Bau der Cycadeen-Fiedern, Pringsheim's Jahrb. Bd. IV 1866 A. Mahlert, Beiträge zur Kenntniss der Anatomie der Laubblätter der Coniferen mit besonderer Berücksichtigung des Spaltöffnungs-Apparates, Bot. Centralblatt Bd. 24, 1885; P. Klemm, Ueber den Bau der beblätterten Zweige der Cupressineen, Pringsheim's Jahrb. Bd. 17, 1886.

21) G. Haberlandt, Pringsheim's Jahrb. Bd. XVII. 1886 p. 457 ff.

22) H. Leitgeb, Die Athemöffnungen der Marchantiaceen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie, 1880.

23) W. Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen, Bot. Ztg. 1892.

24) A. Weiss, Ueber die Zahlen- und Grössenverhältnisse der Spaltöffnungen, Pringsheims Jahrbücher, Bd. IV.

25) E. Stahl, Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen, Bot. Ztg. 1873; G. Haberlandt, Beiträge zur Kenntniss der Lenticellen, Sitzungsberichte der Wiener Academie 1875; H. Klebahn, Ueber die Structur und Function der Lenticellen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1883. 3. Heft.

In meiner oben citirten Arbeit, sowie in der 1. Auflage dieses Buches habe ich die Ansicht vertreten, dass die Lenticellen an noch peridermlosen Zweigen als den Gasaustausch herabsetzende Verstopfungseinrichtungen fungiren, und erst nach eingetretener Peridermbildung als Ausführungsgänge des Durchlüftungssystems dienen. Maassgebend war für mich dabei besonders das Auftreten lenticellenähnlicher Organe an den Blattstielen verschiedener Laubbäume, die ich ihrem Bau und ihrer Entstehung zufolge als Lenticellen ansprach, die aber offenbar nichts anderes als Verstopfungseinrichtungen der Athemhöhle vorstellen und niemals als eigentliche Lenticellen fungiren.

26) H. Leitgeb, Die Luftwurzel der Orchideen, Denkschriften der Wiener Akad. d. Wissensch. Bd. XXIV, 1864 p. 204 ff.; A. F. W. Schimper, Ueber Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens, Bot. Centralblatt, Bd. XVII, 1884 p. 257; E. de Janczewski, Organisation dorsiventrale dans les racines des Orchidées, Annales d. sciences nat. Bot. T. II. 1885.

27) A. B. Frank, Entstehung der Intercellularräume, Leipzig 1867; Derselbe, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868.

28) E. Strasburger, Jahrbücher f. wiss. Bot. V. Bd. p. 297 ff.; E. Pfitzer, ebendaselbst, VII. Bd. p. 533 ff.; Rauter, Entwick. der Spaltöff. von Aneimia und Niphobolus, Mittheil. des naturw. Vereins f. Steiermark, II. Bd. 1870; G. Haberlandt, Ueber Scheitelzellwachsthum etc., ebendaselbst 1880.

Zehnter Abschnitt.

Die Secretionsorgane und Excretbehälter.

I. Allgemeines.

Abgesehen von den gasförmigen Ausscheidungen der grünen Landpflanzen, die mit dem Athmungs- und Assimilationsgaswechsel und der Transpiration verbunden sind, scheiden die meisten Pflanzen auch tropfbar flüssige oder auch Lösungen fester Körper aus. Die Bedeutung dieser von ein- oder mehrzelligen Secretionsorganen ausgeschiedenen Stoffe, die wir als Secrete bezeichnen, kann so wie im Thierreiche eine sehr verschiedenartige sein. So wird von vielen Pflanzen bei unterdrückter Transpiration Wasser in liquider Form ausgeschieden, damit der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem nicht zu gross werde und zu keiner Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser führe. Die betreffenden Secretionsorgane, deren Bau ein sehr mannigfaltiger ist, werden als Hydathoden bezeichnet. Bei verschiedenen Pflanzen sondern bestimmte Secretionsorgane, gleich wie bei Thieren, Verdauungsfermente aus, sind also in ernährungsphysiologischer Hinsicht von grösster Bedeutung. Viele Secrete, wie ätherische Oele, Harze, Schleime u. dgl. kommen in biologischer Hinsicht als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration, gegen die Angriffe der Thierwelt oder, wie das Nectarsecret, als Lockmittel für Insekten in Betracht. Endlich ist es nicht unwahrscheinlich, dass auch im Pflanzenreiche Secretionsorgane vorkommen, die sich gleich den Nieren des thierischen Organismus auf die Ausscheidung nutzloser Endproducte des Stoffwechsels beschränken.

Das von den Secretionsorganen ausgeschiedene Secret wird entweder direct nach aussen abgesondert, wie z. B. das Wasser seitens der Hydathoden, oder dasselbe wird zunächst im Inneren des Organismus, doch ausserhalb der Secretzellen abgelagert, um erst später, sehr häufig auch gar nicht, nach aussen entleert zu werden. Charakteristisch für die pflanzlichen Secretionsorgane ist demnach nicht die directe Absonderung des Secretes nach aussen, die häufig, aber nicht immer eintritt, sondern die Ausscheidung als solche, gleichgiltig wohin sie erfolgt. Darin liegt zugleich das unterscheidende Merkmal der Secretionsorgane und Secretzellen gegenüber den Excretbehältern.

In der Definition der Secretionsorgane im weitesten Sinne des Wortes ist weder auf ihre Gestalt noch darauf Rücksicht genommen, durch welche Kräfte die Secretion bewirkt wird. Jene localen Secretionsapparate nun, bei denen



die Bildung, resp. Ausscheidung des Secretes eine Function der lebenden Protoplasten der Secretzellen ist, wollen wir als Drüsen bezeichnen [1]). Auch die Drüsen scheiden das Secret entweder direct nach aussen ab, wie z. B. die Wasserdrüsen, die Nectarien, oder das Secret tritt zunächst in einen Drüsenraum von sehr verschiedener Entstehungsweise. Bei oberflächlich gelegenen Drüsen kommt er durch Abhebung der Cuticula zu Stande, bei inneren Drüsen stellt er einen durch das Auseinanderweichen, oder durch frühzeitige Auflösung der Secretzellen entstandenen Intercellularraum vor. Nach dieser verschiedenen Entstehungsweise des Drüsenraums kann man dann schizogene und lysigene Drüsen unterscheiden, die übrigens durch Uebergänge miteinander verbunden sind. —

Von den Secretionsorganen unterscheiden sich die Excretbehälter vor allem dadurch, dass die Zellen, aus denen sie bestehen, oder aus denen sie hervorgehen, End- und Nebenproducte des Stoffwechsels, Excrete im ernährungsphysiologischen Sinne des Wortes, in ihrem Lumen aufspeichern. In biologischer Hinsicht können diese Excrete, z. B. als Schutzmittel gegen Thiere, von grosser Bedeutung sein, in vielen Fällen handelt es sich aber zweifellos nur darum, nutzlose Endproducte des Stoffwechsels aus dem Assimilations- und Leitungssysteme zu beseitigen. Während die Unterscheidung zwischen Secretionsorganen und Excretbehältern stets leicht fällt, kann es zuweilen unsicher sein, ob man eine bestimmte Zelle als Excretbehälter aufzufassen hat, oder ob sie zum Speichersystem zu rechnen ist. Nicht immer sind nämlich die Grenzen zwischen den Endproducten des Stoffwechsels und den noch weiter verwerthbaren Substanzen des Pflanzenleibes scharf gezogen. Bisweilen ist auch ein und derselbe Stoff das einemal dauernd ein Excret, das anderemal eine plastische Substanz, wie z. B. die Gerbsäuren.

Ueber Bau und Anordnung der Secretionsorgane und Excretbehälter lässt sich selbstverständlich nicht viel Allgemeines sagen. Die Secretionsorgane sind in den einfachsten Fällen einzellig; weit häufiger aber bestehen sie, wie schon erwähnt, aus mehreren oder zahlreichen Secretzellen, welche als zarte, schutzbedürftige Elementarorgane sehr häufig mit mechanischen Schutzeinrichtungen versehen sind. In der Mehrzahl der Fälle zeichnen sich die Secretzellen durch stark entwickelte Plasmakörper und relativ grosse Zellkerne aus. Die Anordnung der Secretionsorgane entspricht natürlich ganz den speciellen Bedürfnissen der Pflanze, welchen sie ihre Entstehung verdanken. — Was die Excretbehälter betrifft, so sind dieselben entweder einzellige Idioblasten oder sie vereinigen sich zu schlauchförmigen Zellreihen, bisweilen selbst zu mehr oder minder ausgedehnten Zelllagen. In manchen Fällen bilden sie auch Zellfusionen. Wenn der Process der Ablagerung des Excretes beendet ist, so verkorken nicht selten die Wandungen seines Behälters, wodurch jeder nachträgliche Austritt des unter Umständen vielleicht schädlich wirkenden Excretes verhindert wird. Dasselbe ist nunmehr den Stoffwechselprocessen ebenso vollständig entzogen, als wenn es von der Pflanze ausgeschieden worden wäre. Die Anordnung der Excretbehälter richtet sich nach mehreren Momenten; erstens natürlich nach der Lage desjenigen Gewebes oder Organs, dessen specifische Stoffwechselprocesse zur Bildung eines bestimmten Excretes führen; zweitens nach dem Bestreben der Pflanze, die physiologischen Functionen der einzelnen

Gewebe und die wechselseitigen Beziehungen letzterer durch die Anordnung der Excretbehälter möglichst wenig stören zu lassen; auch soll die Anordnung eine derartige sein, dass der Inhalt der Excretbehälter den Stoffwechselprocessen möglichst entzogen bleibt. An der Grenze zweier Gewebesysteme, welche einen regen Stoffverkehr unterhalten, wären deshalb die in Rede stehenden Organe, namentlich wenn sie in grösserer Zahl auftreten, nicht am Platze. Wenn endlich die Excrete eine biologische Rolle spielen, so kann auch hierdurch die Anordnung der Excretbehälter bestimmt oder beeinflusst werden.

II. Die Secretionsorgane.

A. Die Hydathoden[2]).

Bei zahlreichen Vertretern unserer einheimischen Flora, noch häufiger aber bei Pflanzen, die in feuchtem Tropenklima leben, treten vorzugsweise an den Laubblättern Secretionsorgane, Hydathoden auf, welche zur Ausscheidung von Wasser in liquider Form bestimmt sind. Die Wasserausscheidung erfolgt in allen Fällen nur dann, wenn der hydrostatische Druck im Wasserleitungssystem, der sog. Blutungsdruck, eine gewisse Höhe erreicht hat, also bei verringerter oder sistirter Transpiration. Nach feuchten Nächten findet man demnach die Laubblätter der betreffenden Pflanzen, an bestimmten Stellen, über den Hydathoden, mit grösseren oder kleineren Wassertropfen besetzt, die früher häufig mit Thautropfen verwechselt wurden.

1. Bau und Anordnung der Hydathoden.

Der anatomische Bau der Hydathoden ist meinen Untersuchungen zufolge ein sehr mannigfaltiger. Zunächst mögen hier die epidermalen Hydathoden ohne directen Anschluss an das Wasserleitungssystem besprochen werden, welche entweder umgewandelte Epidermiszellen oder mehrzellige Haargebilde vorstellen.

Bei der Icacinacee Gonocaryum pyriforme treten zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen auf Ober- und Unterseite des Laubblattes zahlreiche einzellige Hydathoden auf. Jede solche Zelle gliedert sich in drei Theile (Fig. 173 *A*). Ueber die dicke Aussenwand ragt ein kleines Zäpfchen schräg empor, dessen Spitze verschleimt ist. Vom Zelllumen aus durchzieht ein enger Canal das Zäpfchen und mündet in die Schleimpapille, oder wenn diese nach heftigen Regengüssen weggewaschen ist, direct nach aussen. Dies ist der offene Ausführungsgang der Hydathode. Der mittlere grösste Theil besitzt die Gestalt eines vier- bis sechsseitigen Trichters, dessen Seitenwände bei älteren Blättern stark verdickt sind und dessen untere Oeffnung schon frühzeitig von einem dicken, nach innen zu vorspringenden Celluloseriog umsäumt wird. Die Aussenwand sowohl wie die Seitenwände mit dem eben erwähnten Celluloseringe sind stark cutinisirt. Der dritte, unterste Theil der Zelle endlich stellt eine zart-

wandige Blase vor, welche sich von dem trichterförmigen Theile scharf abgrenzt, und die bei den ausgiebigen Druckschwankungen, welche in der Hydathode zweifelsohne vorkommen, als Druck- und Volumregulator dienen dürfte. Der Protoplast der Hydathode ist mächtig entwickelt und wie in typischen Drüsenzellen mit einem relativ grossen Zellkerne versehen. — Die Anzahl dieser wasserausscheidenden Organe beträgt auf der Oberseite des Blattes durchschnittlich 55, auf der Unterseite 58 pro Quadratmillimeter.

Nicht minder merkwürdig sind die einzelligen Hydathoden der Menispermacee Anamirta Cocculus gebaut (Fig. 173 *C*). Sie liegen auf beiden Blattseiten am Grunde seichter Grübchen und besitzen eine verkehrt-trichterförmige Gestalt. Die Innen- und Seitenwände sind unverdickt, doch stark verholzt. In die Mitte

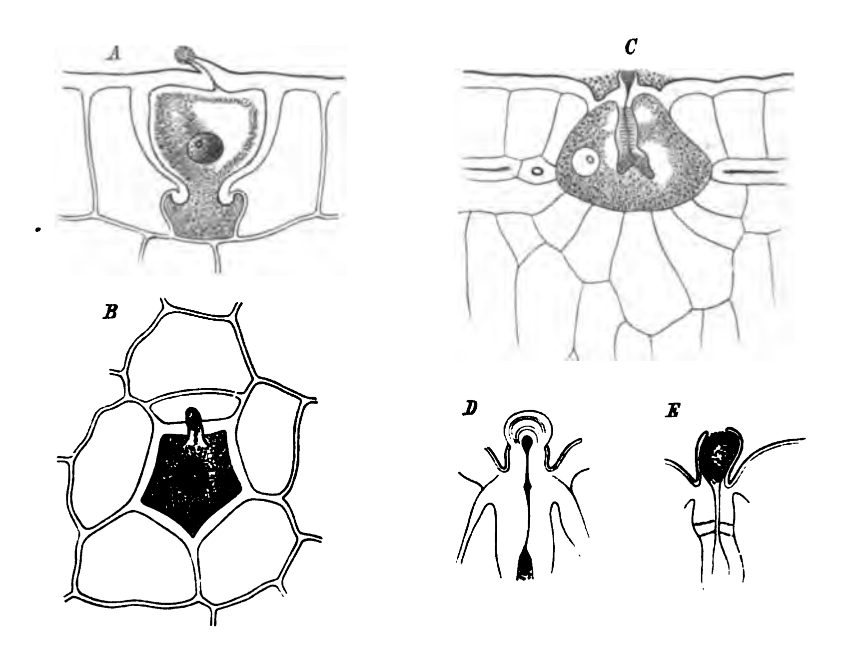


Fig. 173. Einzellige Hydathoden; *A* Längsschnittansicht, *B* Flächenansicht einer Hydathode von Gonocaryum pyriforme. *C* Hydathode von Anamirta Cocculus. *D* Verschleimung der Papille, *E* ausgebildete, trichterförmige Papille einer Hydathode von A. Cocculus.

der verdickten Aussenwand ist ein eigenthümlicher Filtrirapparat eingesetzt, welcher nach aussen als kurze Membranpapille vorspringt, und sich nach innen zu in einen ziemlich langen Membranzapfen fortsetzt, welcher an seinem Ende gewöhnlich knorrig oder korallenartig verzweigt ist. Dieser Membranzapfen wird von einem engen Canale durchzogen, welcher sich bis in die Papille hineinerstreckt und sich hier mehr oder minder stark erweitert. Da am Scheitel der Papille die Cuticula fehlt (Fig. 173 *E*), oder wenigstens siebartig durchlöchert ist, da ferner die Celluloseschichten der Papille verschleimt sind (Fig. 173 *D*), so stellt dieselbe einen offenen, mit Schleim erfüllten Trichter vor, dessen Lumen nach unten zu in den engen Canal ausläuft, der den Zapfen durchzieht. Die äussere Membranpartie des Zapfens ist stark verholzt und zeigt in ihrer unteren

Hälfte häufig eine zarte Querstreifung, welche auf dem Vorhandensein schmaler quer spaltenförmiger Tüpfel beruht. Auch bei dieser Pflanze besitzen die Hydathoden mächtig entwickelte Plasmakörper und ziemlich grosse Zellkerne.

Sehr häufig erscheinen die epidermalen Hydathoden in Gestalt von mehrzelligen Trichomen, zumeist als Keulen-, Köpfchen- und Schuppenhaare, seltener als typische Haargebilde.

Bei Machaerium oblongifolium, einem in Brasilien einheimischen kletternden Papilionaceen-Strauche, sind die dreizählig gefiederten Laubblätter beiderseits mit ziemlich langen steifen Haaren bedeckt, welche als Hydathoden fungiren. Das Haar besteht aus einem fünf- bis sechszelligen Fussstück und dem zweizelligen Haarkörper (Fig. 174 *A*). Die lange, zugespitzte Endzelle dieses letzteren

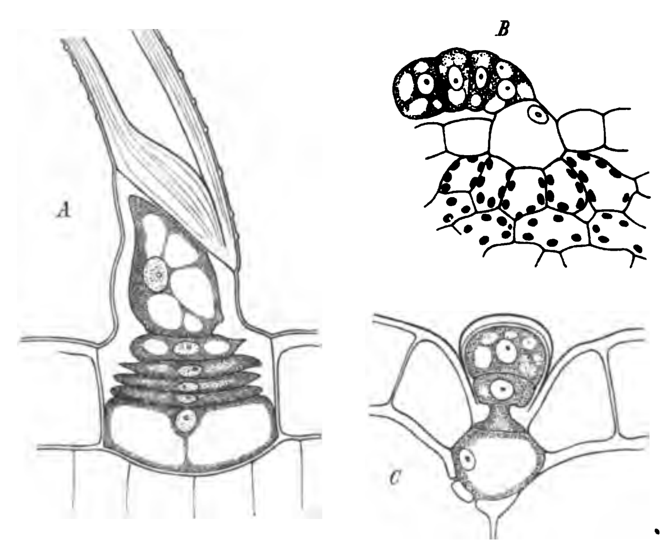


Fig. 174. *A* Trichomhydathode von Machaerium oblongifolium, *B* Trichomhydathode von Phaseolus multiflorus *C* Köpfchenhydathode von Piper nigrum.

ist im ausgewachsenen Zustande abgestorben, ihre Wände sind ziemlich stark verdickt und verholzt. Gegen die untere kurze Zelle des Haarkörpers grenzt sich die obere lange Zelle mit einer stark verdickten und verholzten Wand ab, welche zahlreiche spaltenförmige Tüpfel aufweist. Die kurze untere Zelle des Haarkörpers besitzt gleichfalls stark verdickte, doch in hohem Grade cuticularisirte Seitenwände und einen mächtig entwickelten Plasmakörper. Das Fussstück besteht aus einer etwas höheren Basalzelle und aus 4—5 etagenförmig übereinander liegenden, ganz flachen Scheibenzellen, welche alle sehr plasmareich sind. Die Querwände sind bis auf die immer dicker werdenden Randpartien sehr zart, die Seitenwände dagegen stark verdickt und cutinisirt. Blos die Basalzelle besitzt dünne Seitenwände, sowie auch ihre untere Wand ganz zart ist. — Als die eigentlichen wasserausscheidenden Zellen des ganzen Apparates fungiren offenbar die plasmareiche kurze untere Zelle des Haarkörpers, sowie die gleichfalls plasmareichen Scheibenzellen des Fussstückes. Der Austritt des Wassers findet

zweifelsohne, im Hinblick auf die Cutinisirung der Seitenwände der ebengenannten Zellen, durch die verholzte, schief gestellte Querwand statt, welche die lange von der kurzen Haarzelle trennt; dieselbe ist dementsprechend mit zahlreichen spaltenförmigen Tüpfeln versehen. Aus der abgestorbenen Endzelle filtrirt dann das Wasser nach aussen.

Bei Phaseolus multiflorus (Fig. 174 *B*) treten namentlich auf der Blattunterseite gekrümmte, plasmareiche Keulenhaare als Hydathoden auf, welche aus einer grossen, meist etwas blasig aufgetriebenen Fusszelle und einem gewöhnlich aus vier Zelletagen aufgebauten, keuligen Haarkörper bestehen, dessen oberste Zellen meist durch eine Längswand getheilt sind. Die Aussenwände sind ringsum zart. Es kommt in ihnen ebensowenig wie im Zellinhalt zur Bildung eines öligen, harzigen oder gummiartigen Secretes. Bei verschiedenen Piperaceen (Fig. 174 *C*), Bignoniaceen und Artocarpus-Arten sind es kurzgestielte Köpfchen- oder Schuppenhaare, welche als Hydathoden fungiren. Bei aller Mannigfaltigkeit des Baues im Einzelnen gliedern sich dieselben stets in drei Theile, das Köpfchen (oder die Schuppe), den Stiel und das Fussstück. Das ein- oder mehrzellige plasmareiche Köpfchen fungirt als eigentliches Wasserausscheidungs-Organ. Seine Aussenwände sind zart, von einer dünnen, für Wasser leicht permeablen Cuticula überzogen, die in einzelnen Fällen durch ein schleimiges Wandsecret emporgehoben und gesprengt wird. Die Stielzelle repräsentirt gewissermaassen den mechanischen Apparat des ganzen Organs, indem ihre oft stark verdickten oder wenigstens mit einem dicken Celluloseringe versehenen und fast immer ausgiebig cutinisirten Seitenwände einen festen Ring bilden, der die Austrittsöffnung für das Wasser (d. h. die Stelle, wo das Wasser aus dem Inneren des Blattes in das Secretionsorgan eintritt) stets gleich weit erhält. Das oft verbreiterte, ein- oder mehrzellige Fussstück endlich vermittelt den Anschluss an die benachbarte Epidermis und das darunterliegende Gewebe. Es ist deshalb sehr dünnwandig, und häufig lässt sich beobachten, dass eine möglichst grosse Anzahl von subepidermalen Zellen (namentlich Palissaden) den unmittelbaren Anschluss an diesen Theil des Organs zu gewinnen sucht.

Gehen wir nun zu der zweiten grossen Gruppe von Hydathoden über, welche sich durch ihren directen Anschluss an das Wasserleitungssystem charakterisiren, so sind zunächst die epidermalen Hydathoden der Blätter vieler Farne (Polypodium-, Aspidium-, Nephrolepis-Arten etc.) zu erwähnen, mit deren Bau und Function sich Mettenius, Potonié, Poirault u. A. beschäftigt haben. Sie sind entweder gleichmässig über die Blattoberseite zerstreut, oder treten hauptsächlich längs der Blattränder, eine continuirliche Reihe bildend, auf und bestehen aus einer in ein seichtes Grübchen eingesenkten Gruppe von epidermalen, plasmareichen, zartwandigen Drüsenzellen, die einem verbreiterten, tracheidenreichen Leitbündelende unmittelbar aufsitzen.

Viel allgemeiner verbreitet sind jedoch die mit sog. Wasserspalten versehenen Hydathoden, zu welchen bei zahlreichen Pflanzen die peripheren Gefässbündelenden der Blattspitzen, Blattzähne und Blattränder, bei Moraceen und Urticaceen auch zahlreiche Knotenpunkte des Gefässbündelnetzes der Blattspreiten, sich umgewandelt haben. Die Tracheiden dieser meist keulig angeschwollenen Bündelenden divergiren an der Endigungsstelle gewöhnlich pinselartig und schieben sich zwischen die oft gleichsinnig gestreckten Elemente eines zart-

wandigen Parenchymgewebes ein, welches bis zur Epidermis reicht und von deBary als **Epithem** bezeichnet wurde. Vor dem angrenzenden Chlorophyllparenchym zeichnet sich das Epithem durch Kleinzelligkeit, Plasmareichthum, durch relativ grosse Zellkerne und mangelnden oder spärlichen Chlorophyllgehalt aus. Seine Zellen sind entweder von eckig-isodiametrischer Form, oder von rundlicher Gestalt, nicht selten mit kugeligen oder unregelmässigen Ausstülpungen versehen (Papaver, Geranium) und so an Schwammparenchym erinnernd (Fig. 175, 176 *C*).

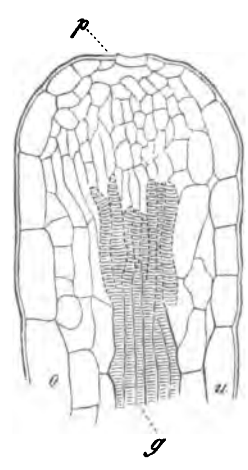


Fig. 175. Radialer Längsschnitt durch die Hydathode eines Blattzahnes von Primula sinensis, *o* obere, *u* untere Blattfläche. Die Endtracheiden erstrecken sich in das kleinzellige Epithem hinein; *p* Wasserspalte. V. 145, nach de Bary.

Wie zuerst Volkens betont hat, durchzieht ein mehr oder minder reichlich ausgebildetes System von Intercellularen das Epithemgewebe, das in der Regel mit Wasser gefüllt ist und unter der Epidermis in einen oder auch mehrere Hohlräume mündet. Darüber liegen die offenen **Wasserspalten**, die sich von typischen Spaltöffnungsapparaten, aus denen sie phylogenetisch hervorgegangen, mehr oder minder auffallend unterscheiden. Sie zeichnen sich vor letzteren zunächst durch eine geringere Beweglichkeit ihrer Schliesszellen aus, die meist schon früh verloren geht (Fuchsia), nicht selten auch schon von Anfang an fehlt. Dementsprechend vermisst man auf Querschnitten durch Wasserspalten die charakteristischen Verdickungsleisten der typischen Schliesszellen (Tropaeolum) (Fig. 176 *D*) oder findet sie wenigstens schwächer ausgebildet. Bisweilen sterben die Schliesszellen frühzeitig ab (Tropaeolum, Colocasia, Aconitum) oder verschwinden gänzlich (Hippuris, Callitriche). Bei manchen Pflanzen (Aroideen, Papaver-, Tropaeolum-Arten) zeichnen sich die Wasserspalten durch ihre enorme Grösse aus.

Die Anzahl der Wasserspalten einer einzelnen Hydathode ist sehr verschieden. Auf der Spitze der Blattzähne von Fuchsia, Aconitum, Delphinium, Primula u. a. tritt nach deBary nur je ein grosser, weit offener Porus auf. Eine Gruppe von 3—6 Spalten findet sich bei Ulmus campestris, Crataegus coccinea, Helleborus niger u. A. Zahlreiche Poren endlich stehen bei verschiedenen Umbelliferen und Compositen, bei Potentilla, Alchemilla, Geum etc. in einer dichten Gruppe beisammen. Auch über den scheibenförmigen Epithemen der Blattflächen von Ficus-Arten, Conocephalus (Fig. 176 *C*) und anderen Moraceen, sowie Urticaceen sind zahlreiche kleine Wasserspalten vorhanden.

Der Epithemkörper der Hydathoden wird häufig von einer Parenchymscheide, deren Innenwandungen zuweilen cutinisirt sind, gegen das benachbarte Chlorophyllparenchym abgegrenzt.

In den einfachsten Fällen besitzen die mit Wasserspalten versehenen Hydathoden noch kein Epithemgewebe. Die Tracheidenenden grenzen direct an das Intercellularsystem des Mesophylls, welches mit den »Athemhöhlen« unter den Wasserspalten communicirt. Bei Vicia sepium tritt eine solche Hydathode

mit 5—8 Spalten an der Spitze jedes Fiederblättchens auf. Bei verschiedenen Gräsern (Secale cereale, Triticum vulgare, Zea Mais) fand ich an der Spitze des

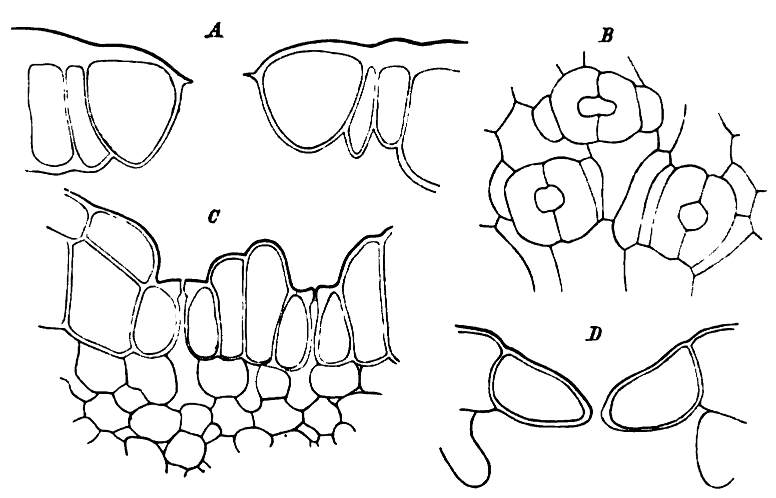


Fig. 176. Wasserspalten, *A* von der Spitze des Scheidenblattes von Secale cereale (Querschnittsansicht), *B* desgleichen (Oberflächenansicht), *C* von Conocephalus ovatus, *D* von Tropaeolum majus.

Scheidenblattes der Keimlinge und der ersten Laubblätter epithemlose Hydathoden mit typischen Wasserspalten, welche sich von den typischen Luftspalten sehr auffallend unterscheiden (Fig. 176 *A*, *B*).

2. Function und Bedeutung der Hydathoden.

In physiologischer Hinsicht lassen sich zwei Hauptgruppen von Hydathoden unterscheiden, je nachdem die Wasserausscheidung auf einfacher Druckfiltration oder auf activer Auspressung seitens der Hydathoden beruht.

Zu den activ wirkenden Hydathoden gehören alle epidermalen Wasserausscheidungs-Organe, also die einzelligen und Trichomhydathoden, sowie jene der Farne, ferner die Epithemhydathoden der Conocephalus-Arten, von Ficus sp. und wahrscheinlich auch von anderen Moraceen und Urticaceen. In dieser Gruppe wird die zur Wasserausscheidung nöthige Betriebskraft von den drüsig gebauten Hydathodenzellen selbst geliefert; sie entwickeln selbst die Pumpkraft, welche Wasser nach aussen presst, während der im Wasserleitungssystem herrschende Blutungsdruck auf die Hydathoden blos als Reiz wirkt, der sie veranlasst, einseitig Wasser hervorzupressen.

Dass die in Rede stehenden Hydathoden thatsächlich als active, den Schweissdrüsen des thierischen Organismus vergleichbare Wasserdrüsen fungiren, wurde von mir in der Weise festgestellt, dass ich die Hydathoden durch Bepinseln der Blattflächen mit 0,1 procentiger alkoholischer Sublimatlösung vergiftete. Wenn nun der natürliche Blutungsdruck im Wasserleitungssystem steigt, oder wenn man denselben, nach dem Vorgange de Bary's, Moll's u. A. durch einen künstlichen Druck ersetzt, indem man den abgeschnittenen

Zweig an dem kurzen Schenkel eines U-förmig gekrümmten Glasrohres befestigt und das Wasser vermittelst des Druckes einer Quecksilbersäule (von 10—40 cm Höhe) in den Zweig einpresst, so scheiden diejenigen Blätter oder Blattpartien, deren Hydathoden getödtet wurden, kein Wasser aus. Wenn blos ein Theil der Blattfläche mit sublimathaltigem Alkohol bepinselt wird, so secerniren die intacten Hydathoden um so reicher Wasser. Wenn aber sämmtliche Hydathoden vergiftet werden, dann tritt bei gänzlich ausbleibender Secretion eine allmähliche, mehr oder minder gleichmässige Injection der Intercellularräume des Mesophylls mit Wasser ein.

Bei der Mehrzahl der Epithemhydathoden mit Wasserspalten ist die Wasserausscheidung ein einfacher Filtrationsprocess; die dazu nöthige Betriebskraft wird durch den Wurzeldruck und überhaupt den Blutungsdruck repräsentirt, welcher im Wurzelsystem, eventuell auch in den Stengeln und Zweigen erzeugt wird. Die Hydathoden sind in diesem Falle nichts anderes, als die Stellen geringsten Filtrationswiderstandes. Der Weg, den das Wasser von den Tracheidenenden aus einschlägt, ergiebt sich aus dem anatomischen Bau der Epitheme. Die in dieselben einmündenden Tracheiden grenzen stellenweise direct an wassererfüllte Intercellularen, welche mit den »Athemhöhlen« unter den Wasserspalten in Verbindung stehen. In diesen Bahnen, welche offenbar den geringsten Filtrationswiderstand darbieten, bewegt sich das Wasser nach aussen. Die Inactivität der Epitheme geht daraus hervor, dass, wenn man die Epitheme vergiftet, oder durch Chloroformirung, durch Temperatur-Erniedrigung oder -Erhöhung in einen Starrezustand versetzt, durch künstlichen Druck mit derselben Leichtigkeit Wasserausscheidung erzielt werden kann, wie aus den ganz intacten Hydathoden. Dieses von mir bei Fuchsia globosa erhaltene Resultat gilt nach den früheren Untersuchungen Moll's, welcher bei verschiedenen Pflanzen auch rothen Phylolacca-Saft und 1 procentige Tanninlösung durch die Blattzähne pressen konnte, wahrscheinlich für die grosse Mehrzahl der mit Epithemhydathoden versehenen Pflanzen.

Es frägt sich jetzt, wozu das meistens so scharf differenzirte Epithemgewebe dient? Bereits Wilson und Gardiner haben beobachtet, dass abgeschnittene und ins Wasser gestellte Fuchsia-Zweige in feuchter Luft eine geringfügige Wasserausscheidung zeigen, welche offenbar auf der Thätigkeit des Epithemgewebes beruht. Diese unbedeutende active Wasserausscheidung seitens der Epithemzellen reicht aber zweifellos hin, um das Intercellularsystem der Hydathoden behufs Abschlusses der trachealen Leitungsbahnen dauernd mit Wasser gefüllt zu erhalten. Dies dürfte demnach die Function der Epitheme bei denjenigen Pflanzen sein, bei welchen die Wasserausscheidung durch Druckfiltration zu Stande kommt. — Bei Conocephalus und wahrscheinlich auch noch bei anderen Moraceen hat jene anfänglich nur unbedeutende und auf einen Nebenzweck abzielende Fähigkeit der Epitheme zu activer Wassersecretion eine solche Steigerung erfahren, dass sie allein es ist, durch welche nunmehr die Wasserausscheidung dieser Pflanzen zu Stande kommt. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass künftige Untersuchungen verschiedene physiologische Uebergangstypen zwischen dem Fuchsia- und dem Conocephalus-Typus aufdecken werden.

Dass bei den epithemlosen Hydathoden von Vicia sepium und den Gräsern

die Wasserausscheidung nur auf Druckfiltration beruhen kann, bedarf keiner näheren Begründun g.

Die Menge des von den Hydathoden ausgeschiedenen Wassers ist oft eine sehr beträchtliche. Nach Duchartre schied z. B. ein ausgewachsenes Blatt von Colocasia antiquorum in einer Nacht durchschnittlich 9—12 gr, im Maximum 22,6 gr Wasser aus. Nach einer von mir angestellten Beobachtung wog die von einem ausgewachsenen 13,02 gr schweren Blatte von Conocephalus ovatus secernirte Flüssigkeitsmenge 2,76 gr, d. s. 26 Procent des Blattgewichtes.

Begreiflicherweise ist die von den Hydathoden ausgeschiedene Flüssigkeit nicht reines Wasser; doch enthält sie in der Regel nur geringe Mengen an festen Bestandtheilen, die theils organischer theils anorganischer Natur sind. Nach Unger enthielt die von den Blättern von Zea Mais ausgeschiedene Flüssigkeit 0,05 Procent fixe Besthandtheile und 0,027 Procent Asche. Die von Colocasia antiquorum secernirte Flüssigkeit enthielt 0,056 Procent feste Bestandtheile und blos 0,008 Procent Asche. Für Brassica cretica wurden 0,1 Procent feste Bestandtheile und 0,042 Procent Asche ermittelt. Nach van Romburgh gab das Secret von Conocephalus ovatus bei 100° C. einen Rückstand von 0,045 Procent; nach dem Glühen blieben 0,02 Procent Asche zurück. Daraus geht also hervor, dass die von den Blättern allnächtlich ausgeschiedene Flüssigkeit keine nennenswerthen Mengen von stickstofflosen oder stickstoffhaltigen Endproducten des Stoffwechsels enthält.

Bei verschiedenen Pflanzen wird seitens der Hydathoden mit dem Wasser auch eine grössere oder geringere Menge von kohlensaurem Kalk ausgeschieden, der nach Verdunstung des Wassers in Form von Schüppchen zurückbleibt. Bei verschiedenen Saxifraga-Arten sind diese »Kalkdrüsen« nichts anderes als typisch gebaute Epithemhydathoden, über denen sich Grübchen befinden, worin sich der Kalk ansammelt. Auch bei verschiedenen Farnen werden die Hydathoden von ausgeschiedenen Kalkschüppchen bedeckt (Polypodium-, Nephrolepis-Arten, Lomaria attenuata). Bei verschiedenen Plumbagineen (Plumbago-, Statice-, Armeria-Arten) sind es oberflächlich gelegene oder eingesenkte epidermale Wasserausscheidungsorgane, die zugleich Kalk secerniren. Sie bestehen aus vier centralen und vier peripherischen Zellen mit reichem Plasmainhalt und zarten Zellwänden. Hierher gehören auch die ähnlich gebauten »Salzdrüsen« einiger Tamaricaceen (Reaumuria hirtella, Tamarix articulata)[3]).

Eine Nebenfunction der Hydathoden besteht bei manchen Pflanzen darin, dass sie bei eintretendem Wassermangel auch als wasseraufsaugende Organe fungiren können. Doch zeigen nur epidermale Hydathoden (Gonocaryum pyriforme, Anamirta Cocculus, Phaseolus multiflorus, Machaerium oblongifolium) diese Eigenthümlichkeit.

Gehen wir schliesslich zur biologischen Bedeutung der Hydathoden über, so kennzeichnen sie sich als wichtige Regulatoren des Wassergehaltes, resp. Turgescenzzustandes der Laubblätter und überhaupt der ganzen Pflanze. Sie verhüten bei beträchtlicher Steigerung des Wurzel- und überhaupt des Blutungsdruckes die drohende Injection der Durchlüftungsräume mit Wasser, welche zwar nicht direct schädlich zu sein scheint, die aber wegen Behinderung des Assimilationsgaswechsels die Ernährungsthätigkeit der Blätter herabsetzen

würde. Die Hydathoden ermöglichen ferner, dass auch bei aufgehobener Transpiration eine ausgiebige Wasserströmung durch die Pflanze stattfinden kann, durch welche mineralische Nährstoffe mitgerissen werden, die in den Blättern zurückbleiben. Alles dies gilt hauptsächlich für noch jüngere Laubblätter, an denen die Hydathoden am reichlichsten secerniren.

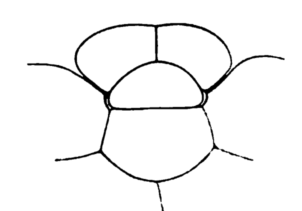
Bei verschiedenen Pflanzen sind die Hydathoden zu speciellen Leistungen herangezogen worden, oder sie haben sich in Organe von anderer Function umgewandelt. Ersteres ist z. B. nach Treub bei den »Wasserkelchen« der Bignoniacee Spathodea campanulata der Fall, wo die zahlreichen Trichom-Hydathoden auf der Innenseite des sackartigen, vollständig geschlossenen Kelches die Flüssigkeit aussondern, in welcher sich die Entwickelung der Blumen- und Geschlechtsblätter vollzieht. Dasselbe lässt sich nach G. Kraus bei Parmentiera cereifera beobachten[4]). Ein vollständiger Functionswechsel ist dagegen eingetreten, wenn die Hydathoden zu Verdauungsdrüsen oder zu Nectarien wurden.

B. Die Verdauungsdrüsen.

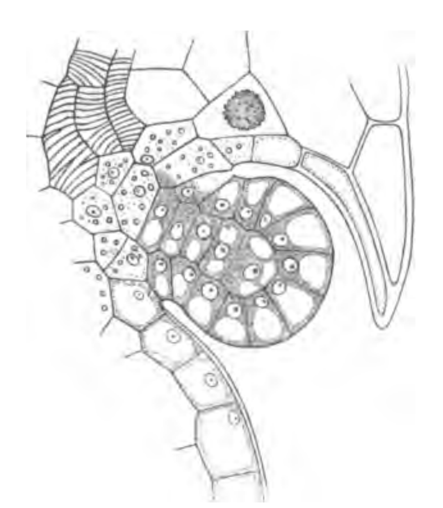
1. Die Verdauungsdrüsen der Insectivoren[5]).

Wie namentlich seit den Untersuchungen Darwin's bekannt ist, besitzt eine Anzahl von Pflanzenarten, welche zu sehr verschiedenen Phanerogamen-Familien gehören, in ausgesprochenster Weise die Fähigkeit, vermittelst besonders eingerichteter Blätter Insecten zu fangen, dieselben bis zu ihrem Tode festzuhalten, zu verdauen und die gelösten Substanzen zu absorbiren. Auf die so mannigfaltige Gestalt der Fangorgane kann hier nicht näher eingegangen werden. In den einfacheren Fällen unterscheiden sich die betreffenden Blätter nicht wesentlich von gewöhnlichen Laubblättern; den Fangapparat bilden die auf der Blattoberfläche reichlich auftretenden klebrigen Verdauungs- oder Digestionsdrüsen (Drosera). Bei vollkommenerer Anpassung tritt aber Arbeitstheilung ein; es werden eigene Fanghaare gebildet (Pinguicula), oder das Blatt selbst, beziehungsweise ein Theil desselben wird zum Fangapparate, und die Digestionsdrüsen haben nur mehr die Aufgabe, das verdauende Secret auszuscheiden und eventuell auch bei der Absorption der gelösten Bestandtheile des Insectes mitzuwirken.

Die Digestionsdrüsen sind in morphologischer Hinsicht Haargebilde von sehr verschiedenartiger Gestalt. Auf der Oberseite der Blätter von Pinguicula treten zweierlei Drüsen auf. Erstens langgestielte Drüsenhaare, deren scheibenförmiges Köpfchen einen klebrigen Schleim aussondert; dies sind die Fanghaare. Zweitens sitzende Drüsen, deren niedere, scheibenförmige Stielzelle sowie die Fusszelle unter das Niveau der Epidermisaussenwände eingesenkt ist (Fig. 177). Der scheibenförmige Drüsenkörper besteht gewöhnlich aus acht Zellen, indem nach erfolgter Quadrantentheilung noch vier anticline


Fig. 177. Verdauungsdrüse von Pinguicula vulgaris.

Wände gebildet werden. Die Drüsenzellen sind sehr plasmareich; um eine centrale Plasmaansammlung herum, welche den mit Eiweiss-Krystalloiden versehenen Kern enthält, wird das Plasma von zahlreichen grossen und kleinen Vacuolen durchsetzt. Die Stielzelle besitzt stark cutinisirte Seitenwände. Diese sitzenden Drüsen sind die eigentlichen Verdauungsdrüsen; sie sind im ungereizten Zustande nicht klebrig und beginnen erst auf den Reiz hin, den das todte Insect auf sie ausübt, das Verdauungsenzym zu secerniren. Ebenso verhalten sich die kurzgestielten, schuppenförmigen Digestionsdrüsen von Dionaea muscipula. Bei der Gattung Nepenthes sind sie von kugeliger oder kuchenförmiger Gestalt, ungestielt und sitzen mit ihrem scheibenförmigen Fussstück am Grunde einer Vertiefung, von deren oberem Rande sie überdacht werden (Fig. 178). Der vielzellige Drüsenkörper besteht aus einer Anzahl von Innenzellen und den radialgestreckten, die äusserste Lage bildenden Drüsenzellen. Unter jeder Drüse beobachtet man die kurzen, rel. weitlumigen Tracheiden eines Gefässbündelendes. Dies ist der anatomische Ausdruck für die reiche Wasserzufuhr zu diesen Organen, welche schon frühzeitig eine wässerige, etwas schleimige Flüssigkeit absondern. Dieselbe sammelt sich in den Kannen an, auf deren Innenfläche im unteren Theile die überaus zahlreichen Drüsen sitzen.



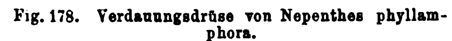


Fig. 178. Verdauungsdrüse von Nepenthes phyllamphora.

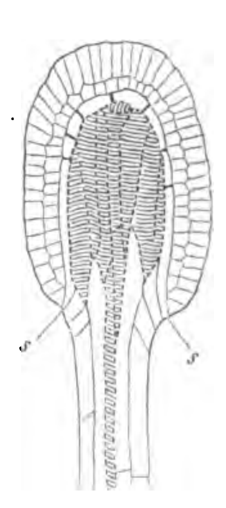


Fig. 179. Verdauungsdrüse von Drosera rotundifolia im Längsschnitt; *ss* schutzscheidenähnliche Umhüllung der Tracheiden. V. 145. Nach de Bary, Vergl. Anatomie.

Am merkwürdigsten sind wohl die Digestionsdrüsen der Drosera-Arten gebaut, die nicht nur das verdauende Secret aussondern, sondern schon vorher als ein zur Ausführung von Reizbewegungen befähigter Fangapparat fungiren, und schliesslich auch die Absorption der gelösten Substanzen besorgen. In dichter Stellung bedecken diese Drüsenzotten den Rand und die Oberseite der runden oder länglich-spatelförmigen Blattspreiten. Jede Zotte besteht aus einem Stiele, der bei den randständigen Zotten am längsten ist, und einem kolbigen Köpfchen (Fig. 179). Ein Gefässbündelende, aus einer engen, spiralig verdickten

Tracheidenreihe bestehend, durchzieht den Stiel und erweitert sich im Köpfchen um ein beträchtliches: die intensive Secretionsthätigkeit erfordert eine gesteigerte Wasserzufuhr, für welche durch den Eintritt eines Tracheidenstranges in die Zotte gesorgt ist. Die Anschwellung des Bündelendes wird von drei Zelllagen bedeckt, von welchen die innerste in der Beschaffenheit ihrer Zellwandungen einer Schutzscheide mit wellig verbogenen Radialwänden gleicht, wogegen die äusserste Zellschicht von den am Scheitel des Köpfchens am meisten gestreckten Secretzellen gebildet wird. Die beiden äusseren Zelllagen enthalten einen purpurroth gefärbten Zellsaft. Bei den randständigen Zotten beschränkt sich der eben geschilderte Bau auf ihre Oberseiten, während die Unterseiten mit einer gewöhnlich gebauten Epidermis versehen sind.

Das von den Digestionsdrüsen ausgeschiedene verdauende Secret enthält ein Enzym, welches seiner Wirkung nach mit dem Pepsin des Magensaftes vollkommen übereinstimmt, ferner auch freie Säure (Propionsäure, Ameisen-, Citronen- und Aepfelsäure), welche bei der Lösung der Eiweissstoffe des gefangenen Insectes mitwirkt; diese Lösung beruht in allen Fällen auf Peptonbildung. Die Secretion erfolgt unabhängig oder als Folge von chemischen oder mechanischen Reizen.

Die Digestionsdrüsen der insectenfressenden Pflanzen sind, wie zuerst Goebel angedeutet hat, und von mir für Pinguicula bestimmt nachgewiesen, für Nepenthes wahrscheinlich gemacht wurde, aus Trichom-Hydathoden hervorgegangen. Bei Pinguicula treten auf der Laubblattunterseite typische Hydathoden von ganz ähnlicher Ausbildung auf, wie die sitzenden Digestionsdrüsen der Blattoberseite. Die noch nicht insectivoren Vorfahren von Pinguicula haben demnach höchst wahrscheinlich auf beiden Blattseiten wasserausscheidende und aufsaugende Drüsenhaare von ungefähr jenem Bau besessen, welchen die Hydathoden der Blattunterseite noch heute zeigen. Die Drüsenhaare der Blattoberseite mögen dabei sehr bald ein etwas schleimiges Secret ausgeschieden haben, und zwar zu dem bereits von Goebel angedeuteten Zwecke: um das ausgeschiedene Wasser festzuhalten, vielleicht auch langsamer verdampfen zu lassen und so eventuell wieder absorbiren zu können. Damit war die Möglichkeit des zunächst rein zufälligen Insectenfanges gegeben, und nun entwickelten sich die Hydathoden der Blattoberseite zur vollständigeren Ausnützung des mit dem Insectenfange verbundenen Vortheils zu Digestionsdrüsen weiter, wobei dann auch die bereits oben angedeutete Arbeitstheilung zwischen sitzenden und gestielten Drüsenhaaren sich einstellte. — In analoger Weise hat man sich wohl auch die phylogenetische Entwickelung der Digestionsdrüsen anderer Insectivoren vorzustellen.

2. Die Verdauungsdrüsen der Keimpflanzen[6]).

Die Reactivirung der verschiedenen Reservestoffe in keimenden Samen hat, wie von Sachs betont worden ist, die Aufgabe, die aufgespeicherten plastischen Baustoffe löslich und transportabel zu machen und sie überdies »in eine bei dem Wachsthum unmittelbar brauchbare Form zu überführen«. Wohl in allen Speichergeweben geschieht dies unter dem Einfluss von Enzymen, so dass Hansen den ganzen Vorgang der Reactivirung unter Hinweis auf analoge Processe im Thierkörper mit Recht als Verdauung bezeichnet hat. In der Mehrzahl

der Fälle vermögen die Protoplasten der Speicherzellen selbst die betreffenden Enzyme in hinreichender Menge zu bilden. In gewissen Fällen aber, namentlich dann, wenn das Endosperm rasch keimender Samen entleert werden soll, wird die enzymbildende Thätigkeit der Speicherzellen nicht selten durch die Function besonderer Verdauungsdrüsen ergänzt, die dann in erster Linie die Auflösung der Reservestoffe bewirken.

Bei den Gräsern, auf die sich die bisherigen Untersuchungen hierüber beschränken, scheidet zu Beginn der Keimung das Absorptionsgewebe des Scutellums (des Cotyledo) Diastase aus, welche die Stärkekörner der angrenzenden Endospermschichten angreift und auflöst (vgl. S. 213). Sehr bald beginnt aber auch die sogenannte Kleberschicht des Endosperms Diastase zu secerniren, die früher zum Speichersystem gerechnet wurde, die aber nach meinen Untersuchungen zu den Verdauungsdrüsen gehört.

Im ruhenden Zustande der Grasfrucht enthält die Kleberschicht, zu der sich die äusserste Zelllage des Endospermkörpers differenzirt, überaus zahlreiche Proteinkörner, die zwar sehr klein, aber typisch gebaut, mit Globoiden versehen sind (Fig. 180 *Kl*). Dazwischen tritt eine ziemlich fettreiche plasmatische Grund-

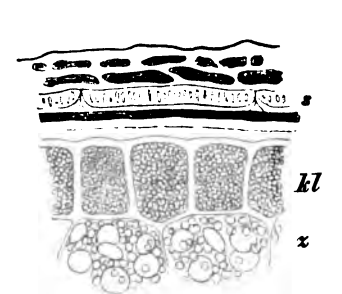


Fig. 180. Peripherer Theil eines Querschnittes durch ein ruhendes Weizenkorn; *s* Frucht- und Samenschale, *kl* Kleberschicht, *z* die an die Kleberschicht grenzenden Theile der stärkeführenden Speicherzellen. V. 300.

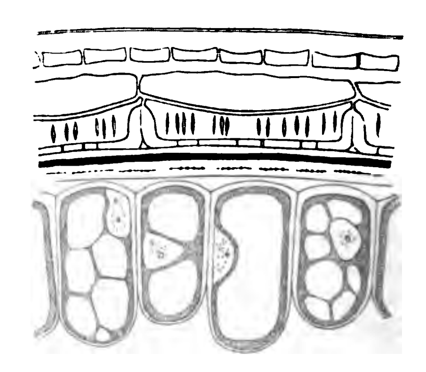


Fig. 181. Querschnitt durch die Frucht- und Samenschale und die Kleberschicht eines keimenden Roggenkorns.

substanz auf, in deren Mitte der Zellkern liegt. Die Zellen besitzen eine prismatische Form und sind in radialer Richtung häufig etwas gestreckt (Secale, Triticum, Avena). Bei Oryza sativa, Arrhenatherum elatius u. a. wird die sonst ungetheilt bleibende Schicht durch tangentiale Theilungen zweischichtig, bei Hordeum 3—4schichtig. Die Innen- und Seitenwände sind mehr oder minder verdickt und, wie Tangl gezeigt hat, von überaus zahlreichen, feinen Plasmafäden durchzogen.

Ein wesentlich anderes Bild zeigt uns die »Kleberschicht« zur Zeit der Keimung. Während der stärkehaltige Theil des Endosperms beim Roggen, Weizen, Hafer u. a. zu einem weichen Brei geworden ist, bildet die Kleberschicht nach wie vor eine zusammenhängende Zelllage, welche sich blos von den angrenzenden Stärkezellen des Endosperms vollständig getrennt hat. Die in ihr aufgespeicherten Reservestoffe finden zur Ausbildung mächtig entwickelter

Plasmakörper Verwendung, wie sie für typische Drüsenzellen charakteristisch sind (Fig. 181). Der Umstand, dass die in der Kleberschicht gespeicherten Reservestoffe nach ihrer Auflösung nicht auswandern, sondern der Hauptsache nach zum Wachsthum der Protoplasten der Kleberschicht selbst verwendet werden, beweist sofort, dass die in Rede stehende Schicht nicht zum Speichersystem zu rechnen ist, sondern eine besondere Aufgabe zu erfüllen hat, welche die Ausbildung mächtiger Plasmakörper voraussetzt. Auch späterhin spricht nichts dafür, dass aus den alternden Kleberzellen plastische Baustoffe austreten und dem Keimlinge zugeführt werden. Bevor die Kleberzellen absterben, findet nämlich eine fettige Degeneration ihres Plasmas statt; im Zelllumen treten immer zahlreicher werdende stark lichtbrechende Tröpfchen auf, die ihren Reactionen zu Folge wenigstens theilweise aus einem fetten Oel bestehen. Sie sind auch dann noch in den abgestorbenen Kleberzellen enthalten, wenn der stärkehaltige Theil des Endosperms schon längst entleert ist und der herangewachsene Keimling sich selbständig ernährt.

Dass die derart gebauten plasmareichen Kleberzellen zur Zeit der Keimung Diastase ausscheiden, geht mit grosser Wahrscheinlichkeit bereits aus der von früheren Forschern, z. B. von Tangl, constatirten Thatsache hervor, dass die Corrosion und Auflösung der Stärkekörner in den unmittelbar unter der Kleberschicht liegenden Endospermzellen viel früher eintritt, als im mittleren Theile des Endosperms. Am spätesten erfolgt die Auflösung der Stärke beim Roggen in der Nähe der Längsfurche auf der Bauchseite des Kornes, wo die Kleberschicht nur unvollkommen ausgebildet ist. Den directen Beweis für die Diastasesecretion der in Rede stehenden Zellschicht habe ich dann in der Weise erbracht, dass ich von keimenden Roggen-, Weizen- und Maisfrüchten mehrere Quadratmillimeter grosse Stückchen der Fruchtschale mit der Scheere herausschnitt, die daran befindliche Kleberschicht sorgfältig mit 1—2 procentiger Zuckerlösung abspülte und dann eine dünne Schicht von mit Wasser angerührtem Roggenmehl- oder Stärkebrei auf sie auftrug. Nach 24 Stunden waren die Stärkekörner schon hochgradig corrodirt und häufig zerbröckelt. Ein auf Fliesspapier aufgetragener Stärkebrei wies nach derselben Zeit noch ganz intacte oder nur spurenweise angegriffene Stärkekörner auf, woraus hervorgeht, dass jene hochgradige Corrosion über der Kleberschicht nicht etwa auf der diastatischen Wirkung von Bacterien beruht. Von Grüss wurde später die Guajak-Wasserstoffsuperoxyd-Reaction angewendet, um die Diastaseausscheidung seitens der Kleberschicht nachzuweisen. Die diastasehaltigen Zellen nehmen dabei eine blaue Farbe an. Aus der Intensität der Blaufärbung, die unmittelbar unter der Kleberschicht am grössten war, zog Grüss den Schluss, dass sich aus letzterer eine »Diastasefluth« erhebt, welche in die stärkehaltigen Endospermzellen eindringt.

Die von den Kleberzellen secernirte Diastase wird von ihnen selbst gebildet und nicht etwa blos seitens des Absorptionsepithels des Scutellums zugeleitet, wie Tangl annahm. Wenn man nämlich an trockenen Roggenkörnern knapp neben dem Rande des Scutellums mit dem Scalpell eine ringsherumgehende seichte Furche einschneidet, so dass der Zusammenhang des Scutellums mit der Kleberschicht unterbrochen wird, so verhalten sich die derart geringelten Körner bei der Keimung genau so wie die intacten. Die Corrosion und Auflösung der

Stärkekörner beginnt wieder in den der Kleberschicht unmittelbar angrenzenden Stärkezellen.

Die Function der Kleberschicht als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe ist in der Regel abhängig von dem Verbrauch des Umwandelungsproductes der Stärke, des Zuckers, seitens des wachsenden Keimlings. Wenn man von einem ruhenden Roggen- oder Weizenkorn den Embryo ablöst und dann das Korn ins Keimbett bringt, so unterbleibt, wie schon Sachs gezeigt hat, die Auflösung der Stärke. Beim Mais vermag auch in embryolosen Körnern die Kleberschicht Diastase auszuscheiden, doch hört auch hier die Secretion nach einigen Tagen auf[7].

Inwieweit auch die in den Samen zahlreicher anderer Phanerogamen-Familien auftretenden »Kleberschichten, Stickstoffschichten, Plasmaschichten«, und wie die in Rede stehenden Zelllagen sonst noch genannt werden, als Verdauungsdrüsen fungiren, ist vorläufig noch unbekannt.

C. Die Nectarien.[8]

Zur Anlockung von Insecten, welche die Fremdbestäubung vermitteln, wird von eigenen Drüsen, den nuptialen Nectarien, die an den verschiedensten Blüthenorganen auftreten können, ein zuckerreiches Secret ausgeschieden. Das meist kleinzellige, zartwandige Secretionsgewebe ist protodermalen und grundmeristematischen Ursprungs. Die äusserste Zellschicht, die umgewandelte Epidermis, besitzt nicht selten Spaltöffnungen, welche nach Behrens als »Saftventile« fungiren, und bisweilen Vorrichtungen zum Festhalten des ausgeschiedenen Nectars. So sind z. B. die Aussenwände des Nectariumgewebes verschiedener Umbelliferen (Pastinaca sativa, Heracleum Spondylium, Daucus Carota) mit vielfach gewundenen Cuticularleisten versehen, welche den Nectar durch Adhäsion festhalten. Bezüglich der Ausscheidung des Secretes sind zwei Processe auseinanderzuhalten: die Secretion eines osmotisch wirksamen Materiales und die darauf folgende Wasserausscheidung, welche zur Verflüssigung des ersteren, zur eigentlichen Nectarbildung führt. Die osmotisch wirkende Substanz kommt entweder durch chemische Metamorphose bestimmter Schichten der Aussenwände zu Stande, welcher sodann die Sprengung der Cuticula folgt, oder die Zellen des Nectariumgewebes scheiden selbst jene Stoffe aus, welche eine osmotische Saugung einleiten. Auf eine solche Saugung ist nämlich, wie Wilson gezeigt hat, die Wasserausscheidung der Nectarien zurückzuführen. Dieselbe hört auf, sobald die osmotisch wirkenden Stoffe durch Auswaschen mit Wasser beseitigt werden, und sie beginnt von Neuem, wenn man ein winziges angefeuchtetes Zuckerstückchen auf die Oberfläche des Nectariums bringt. Das in Folge der Wasserausscheidung verdünnte Secret, der Nectar, ist reich an zuckerartigen Stoffen, neben welchen nach Bonnier in geringerer Menge auch Gummi, Dextrin, Mannit und einige stickstoff- und phosphorhaltige Substanzen vorkommen. Nach dem genannten Autor variirt der Wassergehalt des Nectars zwischen 60 und 85 %.

Bei verschiedenen Pflanzen kommen in oder ausserhalb der Blüthenregion an Kelch-, Hoch- und Laubblättern, Blattstielen, Nebenblättern extranuptiale Nectarien vor, die nach den Untersuchungen Belt's und Delpino's u. A. zur

Anlockung von Schutz-Ameisen bestimmt sind. Ihr histologischer Bau ist ein ziemlich verschiedenartiger. Häufig erinnern sie an die nuptialen Nectarien, in anderen Fällen sind sie hauptsächlich oder ausschliesslich epidermale Gebilde, umgewandelte zartwandige Epidermiszellen, die in grosser Zahl ein palissadenartiges Secretionsgewebe bilden, oder Trichome von verschiedener, meist keulen- oder schuppenförmiger Gestalt, welche in Gruppen beisammen stehen. So tritt z. B. bei Vicia sepium u. a. Arten auf der Unterseite jedes Nebenblattes ein Nectarium auf, welches aus dicht nebeneinander stehenden Keulenhaaren besteht (Fig. 182). Jedes Haar weist eine Fusszelle, eine kurze Stielzelle und 3—4 Drüsenzellen auf; letztere enthalten einen stark ausgebildeten Plasmakörper und reichlich Gerbstoffballen. Bei der Zuckerreaction (nach Arth. Meyer) tritt in den

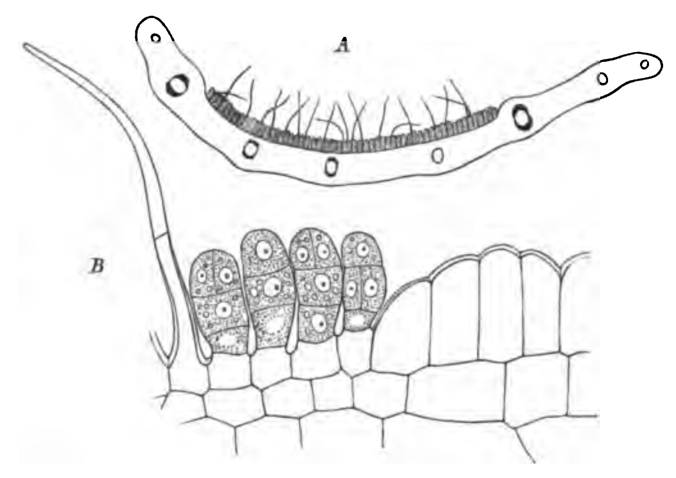


Fig. 182. *A* Querschnitt durch ein Nebenblatt von Vicia sepium mit dem Nectarium (schwach vergrössert). *B* Rand des Nectariums (stärker vergrössert).

Drüsenzellen reichliche Abscheidung von Kupferoxydul ein, was auf einen beträchtlichen Zuckergehalt hinweist. Zwischen den secernirenden Keulenhaaren treten einzelne 3—6 mal so lange, in eine dünne Spitze auslaufende Haare auf, die vielleicht dazu bestimmt sind, den ausgeschiedenen Nectar durch Capillarwirkung festzuhalten.

Die von Correns sehr eingehend untersuchten extranuptialen Nectarien verschiedener Dioscorea-Arten bestehen aus einem eingesenkten Drüsenkörper, der auf der Laubblattunterseite von ellipsoidischer, an den Blattstielen und Stengelinternodien von spindelförmiger Gestalt ist und entwickelungsgeschichtlich aus einer einzigen Protodermzelle hervorgeht. Die peripherische Zellschicht des vollkommen ausgebildeten Drüsenkörpers ist verkorkt und nimmt so den Charakter einer Schutzscheide an.

Ihrer Function entsprechend sondern die extranuptialen Nectarien viel länger Nectar aus, als die meist kurzlebigen nuptialen Nectarien. Auch wird ihre secernirende Thätigkeit durch Auswaschen nicht oder nicht in dem Maasse beeinflusst, wie bei den letzteren. Schimper hat dies für die Nectarien von Cassia neglecta experimentell nachgewiesen, und von mir wurde dasselbe für

die Nectarien von Vicia sepium festgestellt. Wenn also der Vorgang der Secretion im Principe derselbe ist, wie bei den nuptialen Nectarien, so findet hier jedenfalls länger andauernde Zuckerausscheidung statt.

In phylogenetischer Hinsicht dürften die meisten Nectarien, gleich den Digestionsdrüsen der Insectivoren, von Hydathoden abzuleiten sein, und zwar sowohl von Epithem-, wie von Trichomhydathoden. Bei Vicia sepium besitzen z. B. die Keulenhaare der extranuptialen Nectarien genau denselben Bau, wie die als Wasserdrüsen fungirenden Keulenhaare auf den Oberseiten der jungen Fiederblättchen.

D. Die Oel-, Harz-, Schleim- und Gummidrüsen.

1. Aeussere Drüsen (Hautdrüsen).[9]

So wie die epidermalen Hydathoden und Nectarien können auch jene drüsigen Secretionsorgane, welche die in der Ueberschrift angegebenen und diesen verwandte Stoffe ausscheiden, in morphologisch-entwickelungsgeschichtlicher Hinsicht epidermale Gebilde sein.

Im einfachsten Falle erscheint die Secretionsthätigkeit als eine Function gewöhnlicher Epidermiszellen; namentlich gilt dies für die Epidermis jener Knospenschuppen, welche ohnehin schon mit drüsigen Haargebilden versehen sind (Rumex, Rheum, Coffea, Alnus, Betula etc.). Auf diese Weise kommen sog. Drüsenflächen zu Stande. Bei verschiedenen Sileneen treten unter den Stengelknoten klebrige Zonen auf, in welchen zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen auch noch abweichend gebaute sich vorfinden; dieselben sind nach Unger bei Silene nemoralis etwas breitere Zellen mit papillöser Aussenwand und reichem, körnigem Plasmainhalte; wahrscheinlich fungiren sie als die eigentlichen Secretzellen der Drüsenfläche. Noch auffallender und vollständiger ist die Umwandlung von Epidermiszellen in typische Secretzellen bei den Drüsenflecken vor sich gegangen, welche als kleine, scharf umschriebene Secretionsorgane besonders häufig auf den Zähnen der Laubblätter zahlreicher Pflanzen vorkommen (z. B. bei Prunus- und Salix-Arten, Ricinus u. a.). Die den Drüsenfleck bildenden Secretzellen sind meistens von gestreckt prismatischer Form und palissadenartiger Lagerung; ausserdem unterscheiden sie sich auch durch die Zartheit der Wandungen und den reichen Plasmainhalt von den angrenzenden Epidermiszellen.

Von besonderem Formenreichthum sind die drüsigen Haargebilde. Die Drüsenhaare gliedern sich, vom Fussstück abgesehen, gewöhnlich in zwei Theile: in einen kürzeren oder längeren Stiel, welcher ein- bis mehrzellig sein kann, und in die eigentliche Drüse, welche als rundliches Köpfchen dem Stiele aufsitzt. Dieses Köpfchen ist entweder einzellig [z. B. bei Pelargonium zonale (Fig. 183 *A*), Primula sinensis], oder es ist in Kugelquadranten getheilt (Lamium, Plectranthus u. a.), oder es besteht endlich aus einer grösseren Anzahl von Secretzellen (Sanguisorba carnea). Die Stielzellen fungiren bisweilen in Folge ihres Chlorophyllgehaltes als localer Assimilationsapparat der Drüse. Die Drüsenzotten gliedern sich so wie die Drüsenhaare gewöhnlich in einen Stiel, der hier

aus einem gestreckten Zellkörper besteht, und in ein meist vielzelliges, secernirendes Köpfchen (Sonchus flexuosus, Rubus odoratus, Rosa, Cannabis u. a.). Nicht selten wachsen einzelne Zellen des Stieles zu kleinen Drüsenhaaren aus (Begonia Rex). Die Drüsenschuppen endlich sind gleichfalls kurz- oder lang-

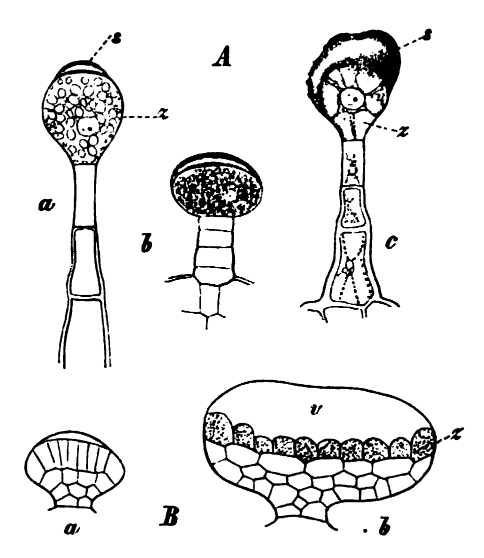


Fig. 183. Hautdrüsen. *A* Drüsenhaare des Blattstiels von Pelargonium zonale; *s* Secretzelle, *s* Secret. Verg. 260. *B* Drüsenschuppen des Laubblattes von Ribes nigrum. *a* junges Stadium; die Cuticula wird durch das Secret bereits abgehoben; *b* ausgebildetes Stadium; *s* Secretionszellen; *v* Drüsenraum, durch Abhebung der Cuticula entstanden. Das Secret ist bei *a* und *b* mittelst Alkohol entfernt worden.

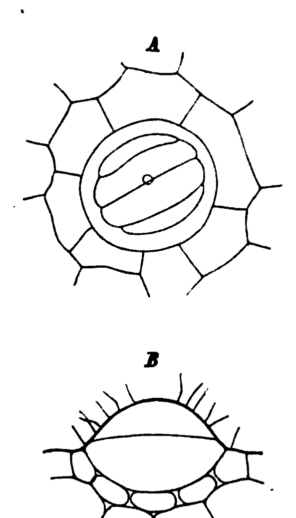


Fig. 184. Schilddrüsen der Rhizomschuppen von Lathraea squamaria. *A* Oberflächenansicht, *B* Querschnittsansicht. Die der Drüse aufsitzenden Stäbchen sind Bacterien.

gestielt und charakterisiren sich, wie schon die Bezeichnung aussagt, dadurch, dass die Secretzellen eine schuppenartige, bisweilen napfähnlich vertiefte Zellfläche bilden. Als Beispiele seien die oft beschriebenen Lupulindrüsen des Hopfens erwähnt, ferner die Drüsenschuppen von Ribes nigrum (Fig. 183*B*), der Thymus-, Mentha- und Satureja-Arten.

Mit dieser Aufzählung ist aber die Formenmannigfaltigkeit der Drüsenhaare noch keineswegs erschöpft. Es seien hier nur noch zwei Beispiele erwähnt. Bei Pyrethrum balsamita (Fig. 185) bestehen die Drüsenhaare aus einer schuppenförmigen Zellfläche, die senkrecht zur Organoberfläche orientirt ist und von vier Etagen gebildet wird; jede Etage ist zweizellig. Die oberste Etage besteht aus den beiden farblosen plasmareichen Secretzellen; die beiden nächsten Etagen besitzen zahlreiche Chlorophyllkörner und stellen den Assimilationsapparat der Drüse vor. Die Höhlen der Rhizomschuppen von Lathraea squamaria und clandestina sind von zweierlei Drüsen ausgekleidet; die von F. Cohn als »Schilddrüsen« bezeichneten Organe sind in neuerer Zeit von Scherffel genau untersucht worden (Fig. 184). Sie bestehen aus einer grossen, rundlichen, linsenförmigen Zelle, die grösstentheils in das Gewebe der Höhlenwand eingesenkt ist. Ihr sitzen vier parallel nebeneinander gelagerte Zellen auf, welche zusammen die Gestalt einer convex-concaven Linse besitzen. Die beiden mittleren Zellen

weichen in der Mittellinie auseinander und bilden am Scheitel der Wölbung eine von der Cuticula überdeckte Rinne, den Drüsenraum. Unter der grossen linsenförmigen Zelle liegt eine Gruppe von acht rosettenartig angeordneten Zellen, welche mehr oder minder grosse Intercellularräume zwischen sich frei lassen. Wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, entspricht diese Zellgruppe dem Fussstück der Drüse, die grosse mittlere Zelle kann als Stielzelle aufgefasst werden und die vier obersten Zellen bilden den Secretionsapparat des ganzen Organs. Aehnlich gebaute Schilddrüsen kommen auch bei Bartsia alpina, den Euphrasia-Arten und anderen Rhinanthaceen vor.

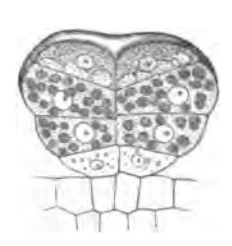


Fig. 185. Drüsenschuppe von Pyrethrum balsamita.

Der Vorgang der Secretion verläuft nicht bei allen Hautdrüsen in gleicher Weise. Bei den Schleim secernirenden Drüsen tritt derselbe von vornherein als Bestandtheil der Zellwand und nicht des Zellinhalts auf, indem bestimmte Zellwandschichten unter der Cuticula verschleimen. Durch die Schleimmasse wird die Cuticula blasig abgehoben, stark gedehnt und schliesslich zerrissen.

Bei den ätherisches Oel, resp. Harz ausscheidenden Drüsenhaaren wird dagegen das Secret, wie bereits N. J. C. Müller und Hanstein feststellten und in neuerer Zeit auch von Joh. Behrens für einige Fälle beschrieben wurde, im Protoplasma der Drüsenzellen gebildet und in diesen zunächst auch in Form von grösseren oder kleineren Tröpfchen und Ballen abgelagert[10]). In manchen Fällen, z. B. bei den Drüsenschuppen von Mentha, scheint das Secret zunächst diffus im Plasma vertheilt zu sein; nach seiner Lösung durch Alkohol treten im Protoplasten sehr zahlreiche kleine Vacuolen auf. Die Ausscheidung des Secretes lässt sich direct nicht beobachten. Die ersten ausgeschiedenen Secrettröpfchen erscheinen sofort zwischen der Cuticula und den Celluloseschichten, also in der Zellwand selbst, und nicht etwa zwischen dieser und der Hautschicht des Protoplasten, wie Behrens für Pelargonium zonale angiebt. Man kann sich davon in der Weise überzeugen, dass man den Protoplasten durch 4—5 procentige Salpeterlösung plasmolysirt und dann das der Wand eingelagerte Secret durch Alkohol zur Lösung bringt (Fig. 186). Dann sieht man auf das deutlichste, dass schon die kleinsten Secrettröpfchen zu Beginn der Ausscheidung vom Zelllumen durch eine zarte Cellulosehaut getrennt sind. Die Einlagerung des Secretes in die Zellwand beginnt häufig am Scheitel des Drüsenköpfchens, oft auch an verschiedenen anderen Stellen gleichzeitig. Die Cuticula wird blasig abgehoben



Fig. 186. Drüsenhaar von Pelargonium zonale, nach der Plasmolyse mit Alkohol behandelt.

und oft greift dieser Process bei reichlicher Secretion auch auf die benachbarten Wandungstheile der nicht secernirenden Zellen des Drüsenhaares über (Fig. 185). So entsteht ein vom Secret erfüllter Drüsenraum, wobei die Cuticula stark gedehnt wird. Schliesslich reisst sie und das Secret ergiesst sich nach aussen. In manchen Fällen findet nach Hanstein eine Regeneration der Cuticula statt, worauf der Secretionsprocess von neuem beginnt.

Bisher ist blos ein Fall bekannt, in welchem die Cuticula nicht durch den Druck des Secretes gesprengt wird, sondern dasselbe durch ein präformirtes Loch austreten lässt. Dieses Verhalten zeigen nach Scherffel die oben beschriebenen Schilddrüsen der Rhizomschuppen von Lathraea squamaria. Der rinnenförmige Canal zwischen den Zellmembranen und der Cuticula mündet genau am Scheitel der Drüse durch ein kreisrundes Loch von 0,004 mm Durchmesser, das die Cuticula aufweist, direct nach aussen. Nicht selten lässt sich beobachten, dass das den Canal ausfüllende Secret durch dieses Loch in Gestalt eines krümeligen Pfropfes heraustritt.

Weniger häufig als in den Aussenwänden findet die Ablagerung des Secretes in den die Secretzellen trennenden Zwischenwänden statt. Solche »Zwischenwanddrüsen« kommen z. B. in Form von kreiselförmigen Schuppen auf der Blattunterseite von Rhododendron-Arten, in Form von eingesenkten Drüsenkörpern in den Laubblättern von Psoralea-Species vor.

In alternden Drüsenzellen kommt es in der Regel nicht mehr zur Ausscheidung des Secretes. Dasselbe bleibt in grösserer oder geringerer Menge im Lumen der Zellen zurück. Bei Salvia (und theilweise auch bei den Geraniaceen) findet nach Hanstein eine vollständige Auflösung der Plasmakörper und sogar der Zellwände bis auf die Cuticula statt, ein Vorgang, der ein Analogon zur Entstehung der lysigenen inneren Drüsen bildet.

Was den näheren Vorgang der Ausscheidung des im Plasma der Drüsenzellen gebildeten öligen und harzigen Secretes betrifft, so ist darüber noch nichts bekannt Die Art des Durchtrittes oder »Durchschwitzens« des Secretes durch die Hautschicht des Protoplasten und die Zellmembran bis zur Cuticula entzieht sich der directen Beobachtung. Es ist deshalb auch die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass bei diesem noch räthselhaften Filtrationsprocess, oder wie man ihn sonst nennen mag, eine Aenderung in der stofflichen Zusammensetzung des Secretes erfolgt, zumal sich die völlige Identität des im Zelllumen entstandenen mit dem in der Zellwand abgelagerten Secrete nur schwer erweisen lässt. In manchen Fällen scheint sie thatsächlich nicht zu bestehen.

Die bisher beschriebenen zwei Arten der Secretion treten nach den Untersuchungen Hanstein's bei den Drüsenhaaren und -zotten der Knospenschuppen zahlreicher Laubbäume combinirt auf. Das Secret — Knospenleim, Blastocolla — ist nämlich ein Gemisch von Gummi und ätherischem Oel oder Harz. Das Gummi wird wie bei den Schleimdrüsen durch chemische Metamorphose gewisser Zellwandschichten gebildet, das Oel oder Harz dagegen entsteht im Lumen der Drüsenzellen und wird dann in der besprochenen Weise ausgeschieden.

In manchen Fällen endlich scheint das im Lumen der Drüsenzellen gebildete Secret direct nach aussen, also auch durch die Cuticula hindurch, secernirt zu werden. Nach J. Behrens soll dies bei den Drüsenhaaren von Ononis spinosa

der Fall sein, wo das dünnflüssige ätherische Oel zuerst im Plasma der Köpfchenzellen auftritt und später in Form von zahlreichen kleinen Tröpfchen an der Aussenfläche des Drüsenkopfes, über der zarten Cuticula, zu beobachten ist. Die sich vermehrenden und vergrössernden Tröpfchen fliessen zu einem grösseren Tropfen zusammen, der schliesslich abrinnt. Hierher gehören wohl auch die ein saures Secret absondernden Drüsenhaare von Cicer arietinum und verschiedenen Onagrarieen, auf deren Köpfchen, wie Stahl beobachtet hat, auch nach wiederholtem Abspülen mit Wasser stets neue Tropfen des sauren Secretes erscheinen. — Endlich sind hier wahrscheinlich auch die mehlig bestäubten Köpfchenhaare der sog. Gold- und Silberfarne (Gymnogramme-Arten) und des Laubes verschiedener Primeln (Primula Auricula, farinosa u. a.) anzureihen. Der mehlige Ueberzug der kurzgestielten Kopfzelle besteht aus zarten, häufig gebogenen Stäbchen und Nadeln von harzartiger Beschaffenheit (Klotzsch's Pseudo-Stearopten), welche bei Gymnogramme nach de Bary der glatten Cuticula aufsitzen.

Die physiologische und biologische Bedeutung der in diesem Capitel besprochenen Hautdrüsen richtet sich nach der Beschaffenheit des Secretes. Wenn wir von der Möglichkeit absehen, dass in manchen Fällen lediglich die Ausscheidung eines nutzlosen Endproductes des Stoffwechsels bezweckt wird, so kommt den ausgeschiedenen Secreten gewöhnlich die Bedeutung eines Schutzmittels zu, und zwar gegen zu starke Transpiration sowohl, wie gegen die Angriffe seitens der Thierwelt. In ersterer Hinsicht hat bereits Hanstein darauf hingewiesen, dass die Leimzotten oder Colleteren der Knospenschuppen und jugendlichen Blattorgane als Schutzeinrichtungen fungiren, indem sie die sich entfaltenden zarten Blätter mit ihrem Secret überziehen und so vor zu grosser Transpiration und anderen Schädlichkeiten bewahren. Auch die ausgewachsenen Laubblätter mancher Pflanzen trockener Standorte und Klimate sind oberseits oder auf beiden Seiten mit einem glänzenden Harzüberzuge versehen, der in den meisten Fällen von Hautdrüsen secernirt wird. Solche »lackirte Blätter«, wie Volkens[11]) sie nennt, sind durch den Firniss gegen zu starke cuticulare Transpiration sehr ausgiebig geschützt. — In zweiter Linie werden ätherische Oele und Harze ausscheidende Drüsen sehr häufig auch als Schutzmittel gegen Thierfrass fungiren; ob aber diese Bedeutung eine so hervorragende ist, wie Stahl annimmt, dürfte zu bezweifeln sein. Werden doch auch sehr secretreiche Pflanzen von zahlreichen Thieren gefressen; so nähren sich z. B. von den Blättern von Thymus Serpyllum nach Kaltenbach zwei Käferarten, die Raupen von 27 Schmetterlings-Arten und die Larven einer Fliegenspecies (Trypeta Serpylli); dazu kommt noch ein Schnabelkerf (Aphis Serpylli) und eine Milbe (Calycophthora Serpylli)[12]).

Auf einem ganz anderen Gebiete sucht Tyndall die biologische Bedeutung jener äusseren (und inneren) Drüsen, welche leicht verdampfende ätherische Oele secerniren. Von dem genannten Physiker wurde gezeigt, dass eine Luftschichte, welche mit den Dünsten eines ätherischen Oeles geschwängert ist, die strahlende Wärme in viel geringerem Grade durchlässt, als reine Luft: die Diathermansie einer solchen Luftschicht ist beträchtlich verringert[13]). Wenn sich also die Pflanze mit einer durch die Verdampfung eines ätherischen Oeles entstandenen Dunstschicht umgiebt, so wird sie tagsüber im Sonnenschein gegen

zu grosse Erwärmung resp. Transpiration und Nachts bei heiterem Himmel gegen zu grosse Abkühlung geschützt sein. — In der Blüthenregion locken leicht verdampfende ätherische Oele, die häufig von Hautdrüsen secernirt werden, durch ihren Duft Insekten an, welche die Fremdbestäubung vornehmen.

Der meist von Drüsenhaaren gebildete Schleimüberzug, der an den Vegetationsorganen zahlreicher Wasserpflanzen auftritt, besonders so lange sie jung und unausgewachsen sind, wird von Stahl als ein Schutzmittel gegen die Angriffe von Thieren, speciell von Schnecken, aufgefasst. Goebel[14]) dagegen spricht ihm die Aufgabe zu, die betreffenden Pflanzentheile vor der unmittelbaren Berührung mit dem umgebenden Wasser zu schützen. Ich möchte der Stahl'schen Ansicht den Vorzug geben, die dahin zu ergänzen wäre, dass durch den Schleimüberzug auch eine vorzeitige Besiedelung der jungen Pflanzentheile mit Algen und Wasserbacterien verhindert wird.

2. Innere Drüsen (Secretbehälter).[15])

In den Blatt- und Stengelorganen zahlreicher Pflanzen, namentlich in Laubblättern, kommen entweder unmittelbar unter der Epidermis oder in tieferen Gewebeschichten Drüsen vor, die man häufig schon mit freiem Auge als helle, durchscheinende Punkte wahrnehmen kann; so z. B. in den Blättern von Hypericum- und Lysimachia-Arten, von Citrus, Amorpha u. a. Der Bau dieser inneren Drüsen ist viel weniger mannigfaltig, als der der Hautdrüsen. Die vorkommenden Verschiedenheiten beruhen in erster Linie auf der verschiedenen Entstehungsweise des Drüsenraumes, in zweiter Linie auf der verschiedenen Art des Zustandekommens einer die Drüse umgebenden Schutzhülle.

Der intercellulare Drüsenraum ist gewöhnlich von rundlichen Umrissen, seltener sack- oder schlauchartig. Bei den Myrtaceen, den Hypericineen, Lysimachia, Amorpha u. a. kommt er durch das Auseinanderweichen der Secretzellen zu Stande, welche im ausgebildeten Zustande der Drüse die Wandungen des schizogenen Drüsenraums als eine zusammenhängende Zellschicht auskleiden. Bei den Rutaceen (im Sinne von Bentham und Hooker) werden dagegen die Drüsenräume durch frühzeitige Auflösung der Secretzellen gebildet, nachdem sich im Inhalt derselben Secret gebildet hat. Die Zellwände verschwinden und die Secrettröpfchen fliessen allmählich zu grösseren Massen zusammen. An den Wandungen solcher lysigener Drüsenräume lassen sich im fertigen Zustande höchstens noch Reste von aufgelösten Secretzellen (unresorbirte Wandungstheile) nachweisen. Es ist übrigens hervorzuheben, dass in manchen Fällen der Drüsenraum schizogen angelegt und später auf lysigene Art noch erweitert wird. Eine solche Entstehung des Drüsenraumes ist zuerst von mir, und zwar im Laubblatt von Ruta graveolens beobachtet worden (Fig. 187 *C*); sie kommt auch sonst öfters vor und dürfte die Ursache sein, dass sich die Angaben der Autoren betreffs der Entstehungsweise verschiedener Drüsen nicht selten sehr widersprechen. Derart entstandene Drüsen hat Tschirch später als »schizolysigene« Secretbehälter bezeichnet. — Mag übrigens die Entstehung des Drüsenraumes auf schizogenem oder lysigenem Wege vor sich gehen, in jedem Falle bewirkt das Gesammtwachsthum des Organes noch eine ansehnliche Erweiterung desselben.



Kehren wir nun zu der secernirenden Zellschicht der schizogenen Drüsen zurück. Dieselbe besteht in allen Fällen aus einer einzigen Schicht von Secretzellen (Fig. 187 *A*, *B*); fast immer zeichnen sich letztere durch Inhalt, Form und geringere Grösse von den Zellen der Nachbargewebe aus. Was die Form betrifft, so sind die Secretzellen ungefähr isodiametrisch, oder tangential abgeplattet, im ersteren Falle wölben sich gewöhnlich die freien Wandungen in das Innere des Drüsenraums vor, oder zeigen sogar papillenähnliche Fortsätze (Hypericum perforatum). Der Inhalt der Secretzellen besteht zunächst aus körnigem, farblosem Plasma mit oftmals sehr grossem Zellkern. Bezüglich der Bildung und Aus-

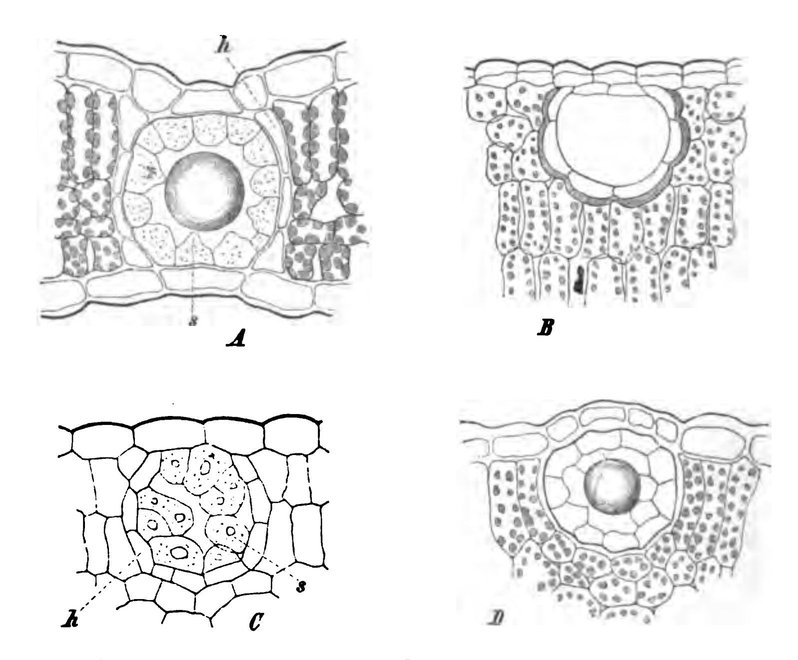


Fig. 187. Innere Drüsen. *A* aus dem Laubblatte von Hypericum perforatum; die Schutzhülle der Drüse besteht aus dünnwandigen, plattgedrückten Zellen (*h*). Die Secretzellen (*s*) sind häufig papillös. *B* Drüse aus dem Blatte von Myrtus ceylonica. Die secernirenden Zellen sind plattgedrückt mit aussenseitig verdickten Wandungen. *C* Junge Drüse aus dem Blatte von Ruta graveolens, *h* Schutzhülle. Die Secretzellen theilweise von der Drüsenwand losgelöst, den Drüsenraum ausfüllend. *D* Drüse aus dem Blatt von Dictamnus albus. Die an den Drüsenraum angrenzenden Wandungen der Chlorophyll- und der Epidermiszellen sind verdickt.

scheidung des Secretes liegen einander widersprechende Angaben vor. Während verschiedene Forscher annehmen, dass das Secret (ätherisches Oel oder Harz) im Innern der Drüsenzellen gebildet und durch die Zellwände durchgeschwitzt wird, vertritt Tschirch die Ansicht, dass das Secret erst in der Zellwand entsteht, und zwar in einer verschleimenden Schicht derselben, die er als resinogene Schicht bezeichnet. Das Plasma der Drüsenzellen soll stets secretfrei sein und blos die »resinogenen Substanzen« liefern. Jedenfalls kann diese Frage noch nicht als abgeschlossen betrachtet werden.

Bei innerer Lage der Drüsen kommt es nur selten zu einer Entleerung des Drüsenraums, da Ausführungsgänge fehlen. Indem also das Secret im Innern des Drüsenraums verbleibt, fungirt die Drüse zugleich als Secretbehälter; dies

wird sogar ihre alleinige Aufgabe, wenn die alternden Secretzellen ihre Thätigkeit einstellen und absterben, oder wenn die Secretzellen frühzeitig unter Bildung eines lysigenen Drüsenraumes aufgelöst werden.

Wir haben bereits erwähnt, dass die inneren Drüsen nicht selten von schützenden Hüllen umgeben sind, deren Function wohl hauptsächlich eine mechanische sein dürfte. Solche Schutzhüllen können auf sehr verschiedene Weise zu Stande kommen: 1) durch Verdickung der an das Nachbargewebe grenzenden Wände der Secretzellen (kleinere Drüsen von Myrtus ceylonica, Fig. 187, *B*); 2) durch Verdickung der angrenzenden Zellwände des Nachbargewebes (Dictamnus albus (Fig. 187 *D*); 3) durch eine unregelmässige Schicht von zusammengepressten Zellen des Nachbargewebes, deren Wandungen unverdickt sind und deren Inhalte sich von jenen der unveränderten Nachbarzellen nicht unterscheiden (Eugenia australis, Eucalyptus cornuta nach Höhnel); 4) durch eine lückenlose, regelmässig gebaute Schicht von abgeplatteten Zellen, deren Wandungen etwas verdickt und deren Inhalte farblos sind (Hypericum perforatum). — Bisweilen kommen auch Combinationen der eben geschilderten Einzelfälle vor; so vereinigen sich z. B. bei den grösseren Drüsen im Blatte von Myrtus ceylonica die sub 1) und 3) genannten Fälle, während die Schutzhüllen der grossen, an die obere und untere Blattepidermis grenzenden Drüsen von Hypericum perforatum oftmals aus der Combination von 2) und 4) hervorgehen. An den Seiten nämlich, wo die Drüse an das benachbarte Chlorophyllparenchym grenzt, kommt eine schützende Zellschicht zur Ausbildung; oben und unten dagegen verdicken sich häufig die angrenzenden Innenwände der Epidermiszellen.

Was die Beschaffenheit der ausgeschiedenen Secrete betrifft, so handelt es sich in den meisten Fällen um ätherische Oele und Harze. — Betreffs der biologischen Aufgaben der inneren Drüsen gilt dasselbe, was oben von den äusseren Drüsen gesagt wurde, sofern die ausgeschiedenen Secrete ähnlich sind.

E. Die gangförmigen Secretionsorgane [16]).

(Oel-, Harz-, Schleim- und Gummigänge).

Von den inneren Drüsen unterscheiden sich die gangförmigen Secretionsorgane blos durch ihre langgestreckte Gestalt, in Folge welcher sie gleich den Milchröhren oft ganze Organe und Organsysteme durchziehen. Dass diese Längsstreckung thatsächlich der einzige Unterschied ist, welcher die in Rede stehenden Organe von den inneren Drüsen trennt, geht u. a. daraus hervor, dass die in den nadelförmigen Pinus- und Abiesblättern auftretenden Harzgänge in den schuppenförmigen Blättern von Thuja und Biota durch rundliche Drüsen ersetzt werden. Auch giebt es zwischen beiden Formen Uebergänge. Von den ca. 1 mm langen Secretionsorganen in dem Blatt von Gingko biloba kann es beispielsweise fraglich erscheinen, ob man sie als längliche Drüsen oder als kurze Gänge auffassen soll.

Wir finden demnach bei den gangförmigen Secretionsorganen alle Theile wieder, welche wir bereits an den inneren Drüsen kennen lernten. Dem Drüsenraum entspricht ein schizogen, lysigen oder schizolysigen entstandener

Secretgang, der im ersteren Falle von einer scharf differenzirten Schicht secernirender Zellen ausgekleidet wird, und in zahlreichen Fällen ist, wie bei den Drüsen, eine schützende Hülle verhanden, die hier den anatomischen Charakter einer Schutzscheide annimmt.

Die Secretzellen der gangartigen Secretionsorgane sind gewöhnlich in der Richtung des Ganges gestreckt; selten (Blätter der Cycadeen) erfolgt die Streckung in der Querrichtung; die relative Grösse der Secretzellen auf dem Querschnitte des Ganges ist je nach der Art des Nachbargewebes verschieden. Verläuft der Gang im Mesophyll des Blattes, wie bei Pinus, Abies und anderen Coniferen, oder im Rindenparenchym, so sind die Secretzellen als relativ klein zu bezeichnen; durchzieht dagegen der Gang das Leptom eines Gefässbündels, so zeichnen sich die secernirenden Zellen durch relative Weite aus. Ihre Wände sind meistens zart und gegen den Gang zu vorgewölbt; in den Schleimgängen der Marattiaceen bilden die vorgetriebenen Innenwände conische Papillen, in den Lycopodienblättern keulenförmige Auswüchse. In alten Gängen können die Secretzellen sogar nach Art der Thyllen auswachsen und das Lumen des Ganges verstopfen. Gewöhnlich treten die Secretzellen wie bei den inneren Drüsen in einfacher Lage auf; dieselbe wird aber in einigen Fällen (wie beim Epheu, bei Philodendron) durch frühzeitig auftretende tangentiale Theilungen in zwei oder mehr Schichten zerlegt.

Die von den Secretzellen ausgeschiedenen Stoffe sind sehr verschiedenartig. Bei den Lycopodien, den Marattiaceen, den Cycadeen, den Canna- und Opuntia-Arten und einigen Araliaceen werden schleimige und gummiartige Substanzen secernirt; bei den Coniferen, Alismaceen, einigen Butomeen und Aroideen, den tubifloren Compositen, den Umbelliferen, Araliaceen u. a. bestehen die Secrete aus ätherischen Oelen, Harzen und milchsaftähnlichen Gummiharz-Emulsionen. Bezüglich des Secretionsvorganges gilt das Gleiche wie für die inneren Drüsen.

Auch die gangförmigen Secretionsorgane sind nicht selten mit mechanischen Scheiden versehen, die man ungezwungen als Schutzscheiden bezeichnen kann. Besonders schön sind dieselben in Pinusblättern und Philodendronwurzeln ausgebildet. Bei Pinus excelsa sind die Scheidenzellen tangential abgeplattet und mit sehr schwach verdickten Wandungen versehen. Bei Pinus Cembra fehlt bereits die tangentiale Abplattung. Die Wandungen sind ringsum verdickt, und die Länge der Zellen übertrifft um das 6—8 fache ihren Breitendurchmesser; auch zeigt sich schon hier und da die Neigung zu dachförmiger Zuschärfung der Zellen. Bei Pinus Laricio, silvestris (Fig. 188 *A*), Strobus besitzen die Scheidenzellen bereits den Charakter von specifisch mechanischen Zellen; ihre Wandungen sind sehr stark verdickt, die Zellenden meistens beträchtlich zugeschärft. Stellenweise treten Verdoppelungen der Scheidenzellen ein. Eine weitere Annäherung an den Bau der Gefässbündel-Schutzscheiden besteht in dem Vorhandensein einzelner oder Längsreihen bildender Durchlasszellen, welche sofort durch die nur schwach verdickten Wände auffallen. Da den Secretzellen das plastische Rohmaterial zur Bildung des Harzes selbstverständlich von dem angrenzenden Chlorophyllparenchym her zugeführt werden muss, so ist das Vorhandensein solcher Durchlasszellen in der stark verdickten Scheide des Ganges sehr begreiflich. Uebrigens scheint in älteren Blättern nach dem Absterben der

Secretzellen eine beträchtliche Verdickung der Durchlasszellen einzutreten. — Solche dickwandige, oft mehrschichtige Schutzscheiden weisen ausser den Harzgängen in den Blättern verschiedener Pinus-Arten auch die Secretcanäle in den Wurzeln der Philodendren auf. Eine doppelte Lage dünnwandiger, plattgedrückter Scheidenzellen umgiebt die das primäre Leptom von Rhus Cotinus durchziehenden Oelgänge.

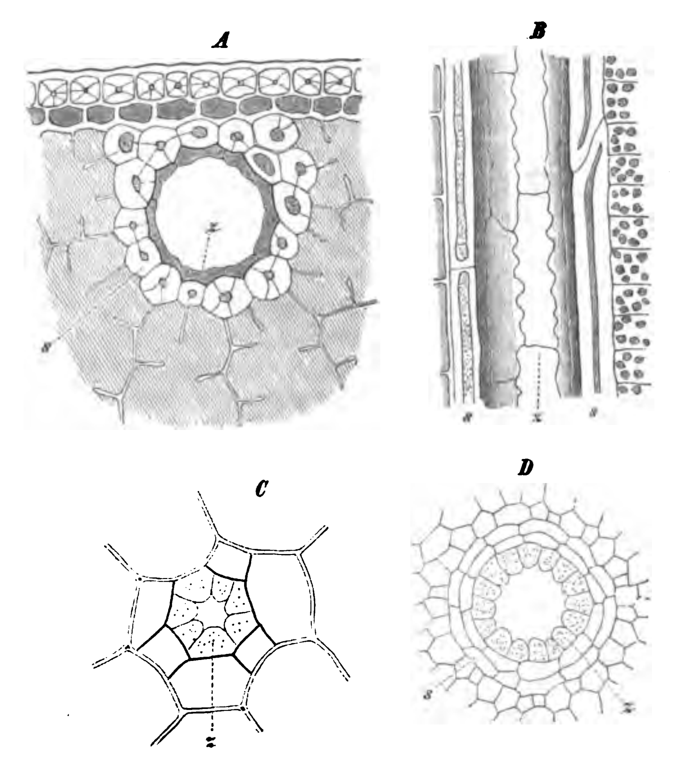


Fig. 188. *A* Harzgang im Blatte von Pinus silvestris (Querschnitt); *B* desgleichen (radialer Längsschnitt); *s* Schutzscheide; *s* Secretzellen. *C* Oelgang im Marke des Stengels von Heracleum Spondylium im Querschnitt; *s* Secretzellen. *D* Harzgang im primären Leptom des Zweiges von Rhus Cotinus; *s* Schutzscheide, *s* Secretzellen.

Gehen wir nun zur Anordnung und zum Verlauf der gangförmigen Secretionsorgane über. In den einfachsten Fällen durchzieht der an beiden Enden blinde Secretgang der Länge nach das betreffende Pflanzenorgan. So z. B. in den nadelförmigen Blättern von Pinus silvestris, montana, Cembra und wahrscheinlich auch noch bei anderen Abietineen. In den Nadeln von Pinus silvestris tritt eine wechselnde Anzahl subepidermaler Harzgänge auf: 2 laterale und 2—20 accessorische auf Ober- und Unterseite der Nadel. Die beiden ersteren reichen am weitesten gegen die Blattbasis hinab; in einer Entfernung von 2,5 mm von der Basis sind, abgesehen von der Schutzscheide, nur mehr 3—4 lückenlos aneinander schliessende Secretzellen vorhanden; 0,5 mm über der Basis sind auch die Secretzellen verschwunden und an Stelle der Harzgänge beobachtet man zwei scharf differenzirte Bastbündel, welche aus der Vereinigung

der dickwandigen Scheidenzellen entstanden sind. In gleicher Weise enden die medianen Gänge; zuerst verschwindet der Intercellulargang, dann die Secretzellen und schliesslich bleiben nur mehr subepidermale Baststränge übrig; doch enden die accessorischen Gänge noch früher, als die lateralen; schon in einer Entfernung von 5—7 mm von der Blattbasis sind die letzten Secretzellen zu beobachten. — Bei Juniperus communis tritt auf der Unterseite des Blattes ein medianer Gang auf, welcher nahe der Blattinsertion blind endigt. Ebenso besitzen die weitlumigen Gänge, die in den drei Kanten jedes Zweiginternodiums verlaufen, oben und unten blinde Endigungen [17]).

In der Mehrzahl der Fälle durchziehen die Secretgänge die ganze Pflanze und bilden so ein verzweigtes und anastomosirendes Röhrensystem. Dasselbe breitet sich namentlich in den parenchymatischen Gewebearten aus, doch enthalten nicht selten auch die Gefässbündel secretführende Gänge. So kommen z. B. die Schleimgänge der Marattiaceen und der Cycadeen, die Harzgänge der Coniferen, die Oelgänge der tubifloren Compositen und der Umbelliferen hauptsächlich im Parenchym der Rinde und im Mark der Stämme, resp. der Stengel und Zweige vor. Der Leptomtheil der Gefässbündel enthält bei einigen Araucarien, bei verschiedenen Clusiaceen und den Anacardiaceen (Rhus Cotinus, suaveolens, glauca etc.) Secretgänge. Im Hadromtheil der primären Stammbündel finden sich solche bei Pinus, Larix und einigen anderen Coniferen. Viel häufiger aber macht sich zwischen dem Verlauf der Gefässbündel und dem der Secretgänge in der Art eine Beziehung geltend, dass die letzteren in meist bestimmter Lagerung die leitenden Stränge begleiten. So steht z. B. in den Stengeln der Umbelliferen vor jedem Gefässbündel (oder doch vor jedem stärkeren) ein im Rindenparenchym verlaufender Oelgang. Bei Achillea millefolium, Cirsium arvense, Tanacetum vulgare und anderen Compositen liegt je ein Gang neben dem Leptomtheile jedes Haupt-Blattspurstranges; bei Solidago limonifolia liegt ein Gang vor dem Leptom-, ein anderer vor dem Hadromtheile des Blattspurstranges; und bei Helianthus annuus liegt sogar je eine Bogenreihe von Gängen an der Aussen- und Innenseite jedes Bündels.

Fragen wir schliesslich nach der physiologischen und biologischen Bedeutung der gangförmigen Secretionsorgane, so sprechen zunächst verschiedene Thatsachen dafür, dass die Secretgänge zur Ausscheidung nutzloser Endproducte des Stoffwechsels bestimmt sind. Wie oben erwähnt wurde, treten diese Organe sehr häufig als Begleiter von Gefässbündeln, namentlich der Leptomstränge, auf. Diese Vereintläufigkeit setzt jedenfalls eine physiologische Beziehung zwischen den Secretgängen und den Gefässbündeln voraus, ebenso wie die Vereintläufigkeit von Bast und Mestom auf physiologischer Basis ruht. Es ist nun das naheliegendste, diese Beziehung darin zu suchen, dass die Secretgänge zur Ausscheidung jener nutzlosen Excrete bestimmt sind, welche den Gefässbündeln, vor allem den Leptomsträngen, von den in lebhafter Vegetation befindlichen Organen und Geweben zugeführt wurden. Ueberall, wo sich lebhafte Stoffwechselprocesse vollziehen, kommt es nothwendig auch zur Bildung von werthlosen Endproducten, welche sowie die plastischen Baustoffe zunächst in die stoffleitenden Gewebe gelangen. Das leitende Strangsystem der Pflanzen verhält sich in dieser Beziehung nicht anders, wie das Blutgefässsystem der Thiere. Wir können noch ein viel näherliegendes Organsystem

zum Vergleiche heranziehen, nämlich die Milchröhren, welche wohl zweifellos neben den plastischen Baustoffen auch nutzlose Excrete enthalten. Während aber die Milchröhren die zugeführten Excrete, so viel uns bekannt, nicht wieder ausscheiden, entledigen sich die Gefässbündel zahlreicher Pflanzen durch Vermittelung der sie begleitenden Secretionsorgane jener Auswurfstoffe, gleichwie das Blut durch die Secretionsthätigkeit der Nieren von den in ihm enthaltenen Endproducten des Stoffwechsels — soferne dieselben nicht gasförmig sind — befreit wird. Eine nicht unwichtige Stütze dieser Hypothese bildet die Thatsache, dass jene Pflanzen, welche Milchröhren aufweisen (die ja zugleich als Excretbehälter fungiren), mit seltenen Ausnahmen (Scolymus) keine Secretgänge besitzen. Diese Stellvertretung zwischen Milchröhren und Secretgängen ist um so auffallender, als sie auch innerhalb der einzelnen Familien, ja selbst einzelner Genera zu beobachten ist; so z. B. bei den Aroideen und Compositen.

Der Grund für das so häufige Zusammentreten von Gefässbündeln, resp. Leptomsträngen und Secretgängen kann aber, wie Stahl bemerkt hat, auch auf rein biologischem Gebiete liegen. Da die Secretgänge häufig Substanzen enthalten, die, abgesehen von ihrer Bedeutung als Endproducte des Stoffwechsels, auch als »chemische Schutzmittel« gegen die Angriffe von Thieren dienen, so werden kleinere, in das Innere der Organe eingedrungene Feinde von der Durchschneidung der für das Leben der Pflanze so wichtigen Stoffleitungsbahnen mehr oder minder wirksam abgehalten werden, wenn sich die letzteren mit einem Wall von Secretgängen (und Excretbehältern) umgeben.

Bei manchen Holzgewächsen dürfte den im Rindenparenchym und eventuell auch im Holzkörper der Stammorgane vorkommenden Harz- und Balsamgängen die Aufgabe zufallen, bei etwaigen Verletzungen des Stammes die Wundstellen durch das reichlich ausgeschiedene Secret luftdicht abzuschliessen und auf diese Weise den Stamm vor Verwesung und Fäulniss, resp. den Angriffen von Schmarotzerpilzen zu schützen. Wenn man beobachtet, welch grosse Wundflächen bei den zum Zwecke der Harzgewinnung angeschnittenen Coniferenstämmen von dem Secret überrieselt werden und wie regelmässig in der Folge die Heilung der Wunden vor sich geht, so liegt die eben ausgesprochene Vermuthung sehr nahe. Bei Liquidambar orientalis und styraciflua ist sogar das Auftreten von Balsamgängen im Jungholz nach J. Moeller die unmittelbare Folge von mechanischen Verletzungen des Stammes.

III. Die Excretbehälter.

Das unterscheidende Merkmal der Excretbehälter gegenüber den Secretionsorganen besteht, wie schon oben (S. 416) betont worden ist, darin, dass erstere die in ihnen erzeugten Endproducte des Stoffwechsels nicht ausscheiden, sondern dauernd in ihrem Lumen aufspeichern. Ein Austritt derselben erfolgt blos nach mechanischen Verletzungen der Pflanze, und darauf beruht eben ihre so häufige Function als Schutzmittel gegen die Angriffe thierischer Feinde.

1. Harz- und Oelbehälter[15]) kommen vereinzelt oder gruppenweise,

seltener zu Reihen angeordnet, in den Parenchymgeweben der Zingiberaceen, Piperaceen, Laurineen, Magnoliaceen, Aristolochien, Canellaceen und mancher Euphorbiaceen vor; sie finden sich ferner bei den Gattungen Acorus, Aloë, Rheum, Lysimachia u. a. Meistens sind diese Behälter von isodiametrischer, rundlicher Form und beträchtlicher Grösse. Der Inhalt besteht ausschliesslich oder doch hauptsächlich aus dem häufig tingirten Excrete, welches z. B. bei verschiedenen Zingiberaceen, Piperaceen, Acorus Calamus in Form eines farblosen bis hellgelben ätherischen Oeles auftritt; in den die Gefässbündel begleitenden Schlauchreihen verschiedener Aloë-Arten besteht es aus einem dunkel gefärbten, bisweilen auch farblosen »Safte«, in welchem häufig kleine Harztröpfchen suspendirt sind; in den »Chrysophanbehältern« der Rhabarberwurzel erscheint es entweder als homogener orangegelber Saft oder in Form von mennigrothen Tropfen in farbloser Flüssigkeit. Hin und wieder besitzen die Harz- und Oelbehälter auch noch im ausgebildeten Zustande ihren Plasmaschlauch und Zellkern (Aloë, Acorus nach Johow). Was endlich die Wandungen betrifft, so sind dieselben stets glatt und dünn und nach den Untersuchungen von Zacharias in zahlreichen Fällen verkorkt. — Bei manchen Pflanzen werden die intercellulären Secretgänge der oberirdischen Organe in den Wurzeln von cellulären Behältern vertreten, so bei den Lysimachien, Myrsineen u. a. Es folgt hieraus die physiologische resp. biologische Gleichwerthigkeit beider. In letzterer Hinsicht ist ihre Bedeutung als Schutzmittel zweifellos.

2. Gerbstoffbehälter[19]). Schon bei früherer Gelegenheit wurde erwähnt, dass die Gerbstoffe, Gerbsäuren neben ihrer noch hypothetischen Bedeutung als plastische Baustoffe in vielen Fällen jedenfalls Endproducte des Stoffwechsels vorstellen. Sie werden gewöhnlich in langen Schlauchreihen abgelagert, welche häufig die Gefässbündel begleiten. Solche Gerbstoffschläuche finden sich im Parenchym des Stammes und des Blattstiels vieler Farne; ferner bei den Aroideen und Musaceen als Begleiter der Gefässbündel, bei Phaseolus multiflorus und Robinia Pseudacacia im Leptom der primären Gefässbündel des Stengels und der Blätter, bei letzterer Leguminose auch im Marke dicht vor den Gefässbündeln. Die merkwürdigsten Gerbstoffbehälter weist aber die Gattung Sambucus auf, deren Zweige im Parenchym der Rinde und des Markes ausserordentlich langgestreckte und auch weite Schläuche besitzen; ein erwachsener Schlauch ist nach Dippel bei einer Weite von 0,025—0,164 mm meist über 18—20 mm lang; nach de Bary ist es aber wahrscheinlich, dass die einzelnen Schläuche selbst die Länge eines ganzen Stengelinternodiums erreichen können, welche bis 20 cm und darüber beträgt. Jeder Schlauch repräsentirt eine einzige, langgestreckte, spindelförmige Zelle. — Den Gerbstoffbehältern sind auch jene schlauchförmig gestreckten, gerbstoffreichen Zellen anzureihen, welche Engler in der Epidermis von Saxifraga Cymbalaria und ihren nächsten Verwandten, sowie von Sedum spurium entdeckt hat. Die gewöhnlichen Epidermiszellen sind von isodiametrischer Form mit gewellten Seitenwandungen, so dass die zwischen ihnen zerstreut oder reihenweise auftretenden Gerbstoffschläuche in hohem Grade auffallen.

Auf die biologische Bedeutung der Gerbsäuren als Schutzmittel gegen Thierfrass, speciell gegen Schnecken, hat Stahl aufmerksam gemacht, während G. Kraus u. A. ihre antiseptischen Wirkungen betont haben.

3. Fermentbehälter[20]). Bei den Cruciferen, Capparideen, Tropaeoleen, Resedaceen und Limnantheen kommen die ätherischen Oele, welche den Vegetationsorganen dieser Pflanzen beim Zerschneiden und Zerreiben den charakteristischen Geruch und scharfen Geschmack verleihen, nicht vorgebildet in den betreffenden Pflanzentheilen vor, sondern sie entstehen erst nach mechanischen Verletzungen in Folge der Einwirkung eines Fermentes, des Myrosins, auf einen glycosidartigen Körper, das myronsaure Kali, welches dabei in Allylensenföl (oder ein verwandtes ätherisches Oel), Glycose und Kaliumsulfat gespalten wird. In den intacten Pflanzen tritt das Myrosin und das myronsaure Kali nach den Untersuchungen Guignard's getrennt auf, das erstere in eigens differenzirten Fermentbehältern von verschiedenartiger, oft schlauchförmiger Gestalt, die von Heinricher zuerst bei den Cruciferen und Capparideen entdeckt und von ihm den mikrochemischen Reactionen ihres Inhaltes zu Folge als »Eiweissschläuche« bezeichnet wurden. Ihr Myrosingehalt ist erst von Guignard nachgewiesen worden. Nach Erhitzung mit concentrirter Salzsäure, die auf 1 ccm einen Tropfen einer 10procentigen wässerigen Orcinlösung enthält, zeigt die eintretende Violettfärbung den Fermentgehalt der betreffenden Elemente an. Ob die im frischen Zustande wasserhelle, beim Kochen coagulirende Vacuolenflüssigkeit der Fermentbehälter blos gelöstes Myrosin enthält, wie Spatzier annimmt, oder ob sich daneben noch echte Proteinstoffe in Lösung befinden, ist vorläufig noch unentschieden. Dasselbe gilt von den proteinkornähnlichen »Myrosinkörnern«, die Spatzier in den Fermentbehältern der Cruciferensamen beobachtet hat. Da schon Heinricher zeigte, dass bei anhaltender Verdunkelung der betreffenden Pflanzen eine mehr oder minder vollständige Entleerung der Schläuche erfolgt, so erscheint der Proteingehalt der Myrosinschläuche nicht unwahrscheinlich.

Die Verbreitung der Myrosinbehälter in den Vegetationsorganen der betreffenden Pflanzen ist eine sehr mannigfaltige. Bei den Cruciferen kommen sie nach den eingehenden Untersuchungen Heinricher's als Idioblasten in fast allen Organen und Geweben vor, z. B. bei Crambe cordifolia, bei anderen Arten schliessen sie sich hauptsächlich den Gefässbündeln, speciell den Leptomsträngen an; bei Moricandia arvensis treten sie in Blatt und Stengel ausschliesslich subepidermal auf. In den übrigen Familien ist ihre Vertheilung nach Guignard eine ähnliche; vorwiegend kommen sie aber in der Wurzel- und Stengelrinde vor.

Auch noch ein anderes Ferment, das Emulsin, welches das z. B. in bitteren Mandeln enthaltene Glycosid Amygdalin in Blausäure, Bittermandelöl und Zucker spaltet, ist bisweilen in eigens differenzirten Fermentbehältern enthalten. Bei Prunus Laurocerasus sind nach Guignard ausser der Endodermis auch noch einzelne Zellen des Perycikel emulsinhaltig, die entweder isolirt liegen oder mit der Endodermis in Verbindung stehen.

Dass giftige oder scharfschmeckende Substanzen durch das Eingreifen besonderer Fermente erst in dem Momente entstehen, wo die Pflanze mechanisch beschädigt wird, weist deutlich darauf hin, dass hier eine Schutzeinrichtung gegen Thierfrass vorliegt. Schon Nägeli hat darauf aufmerksam gemacht. Auch die im Allgemeinen peripherische Lage der Fermentbehälter, ihr häufiger Anschluss an die Gefässbündel steht mit dieser Function im Einklang.

4. Krystallbehälter[21]. Die in den Pflanzengeweben vorkommenden echten Krystalle bestehen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aus oxalsaurem Kalk (Kalkoxalat). Als Inhaltsbestandtheile von mehr untergeordneter Bedeutung können solche Krystalle in den Zellen der verschiedenartigsten Gewebesysteme auftreten. In bestimmten Zellen sind aber dieselben charakteristische Inhaltsbestandtheile und erfüllen die Zelllumina oft fast vollständig. Derartige Zellen werden als Krystallbehälter oder Krystallschläuche bezeichnet.

Der oxalsaure Kalk krystallisirt theils im monosymmetrischen (monoclinen, klinorhombischen), theils im tetragonalen (quadratischen) System. Die Art und Weise, wie die betreffenden Krystallformen zur Ausbildung kommen, ist eine sehr verschiedene; es lassen sich in dieser Hinsicht folgende Hauptfälle unterscheiden:

a) Einzelkrystalle in Form von Quadratoctaedern, wenn sie dem tetragonalen, in Form von Hendyoëdern, wenn sie dem monosymmetrischen Systeme

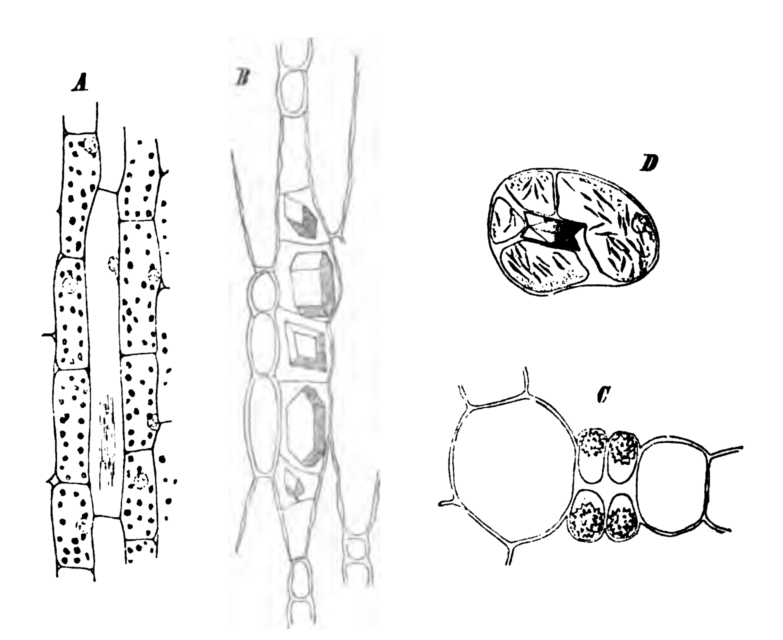


Fig. 189. *A* Raphidenschläuche im Rindenparenchym des Stengels von Tradescantia zebrina. *B* Krystallfaser aus der secundären Rinde von Aesculus Hippocastanum (Tangentialschnittsansicht). *C* Kalkoxalatdrusen im lamellösen Parenchym des Blattstiels von Trapa natans. *D* Zelle aus dem Fruchtfleisch von Rosa sp. mit einem zwischen Zellstoffbalken suspendirten Zwillingskrystall.

angehören. Ausserdem giebt es noch zahlreiche abgeleitete Formen, Kantenabstumpfungen und Zwillingsbildungen. Von diesen grösseren, wohl ausgebildeten Krystallen tritt gewöhnlich nur je einer in einer Zelle auf. So z. B. in den Blättern der Irideen, in der Stammrinde der Pomaceen, Acer-Arten, von Robinia Pseudacacia, Ulmus campestris, Aesculus Hippocastanum (Fig. 189 *B*) etc. Sehr schöne Zwillinge findet man in der zweiten Zellschicht der Samenschale von Phaseolus vulgaris.

b) Krystallsand, bestehend aus überaus zahlreichen, sehr kleinen Kry-

stallen, an welchen man bei sehr starker Vergrösserung zur Noth noch Ecken und Kanten wahrnehmen kann. Er findet sich z. B. in den Lauborganen vieler Solaneen, in der primären Stammrinde der Cupressineen, von Sambucus, Cinchona, Liriodendron etc.

c) Raphiden, d. h. lange, nadelförmige Krystalle, welche meistens in grösserer Anzahl parallel nebeneinandergelagert sind und so ein dichtes Bündel bilden. Gewöhnlich sind die Nadeln eines Bündels gleich lang. Solche Raphidenbündel sind namentlich in den Lauborganen zahlreicher Monocotylen sehr häufig, so bei den Liliaceen, Orchideen, Commelineen (Fig. 189 *A*), Musaceen etc. Unter den Dicotylen sind hier die Gattungen Galium, Impatiens, Vitis, Phytolacca u. a. zu nennen.

d) Drusen in Form von rundlichen, morgensternähnlichen Krystallaggregaten (Fig. 189 *C*). Fast immer treten sie in den betreffenden Zellen einzeln auf. Ihr Vorkommen ist ein überaus häufiges; beispielshalber seien hier blos die Chenopodiaceen, Caryophylleen, Cacteen, Araliaceen, Malvaceen, Tiliaceen genannt.

e) Sphärokrystalle (Sphärite) aus Kalkoxalat kommen im Ganzen nur selten vor; so im Mark der Zweige von Terminalia Bellerica und paniculata nach Höhnel, bei verschiedenen Cacteen nach Möbius und in den Samenschalen einiger Caryophyllaceen (Elisanthe noctiflora und Silene cuccubalus) nach Hegelmaier.

Bei nicht wenigen Pflanzen treten die hier aufgezählten Erscheinungsformen des oxalsauren Kalkes combinirt auf. So fand z. B. Sanio in der secundären Rinde von Quercus pedunculata, Celtis australis, Morus alba, Fagus silvatica u. a. sowohl Einzelkrystalle wie Drusen. Bei Betula verrucosa und Alnus glutinosa kommt ausserdem noch Krystallsand vor. — Auf Grund zahlreicher Beobachtungen spricht Möller den Satz aus, dass Krystalldrusen, Sand und Raphiden ausnahmslos in dünnwandigen, wohl ausgebildete Einzelkrystalle vorwiegend in sklerotischen Zellen, oder in unmittelbarer Nachbarschaft solcher vorkommen. Möller führt diese Erscheinung auf eine Beschleunigung, resp. Verlangsamung der osmotischen Vorgänge zurück. Es ist übrigens selbstverständlich, dass die Dick- oder Dünnwandigkeit der Zellen nur einer von den verschiedenen Factoren ist, von welchen die Verlangsamung oder Beschleunigung der Diosmose, beziehungsweise der Krystallisation, abhängt. Als ein weit allgemeineres Moment wird sich hierbei die grössere oder geringere Energie des Stoffwechsels geltend machen und in der That findet man, wie auch Möller hervorhebt, in der primären Rinde der lebhaft wachsenden, jungen Internodien zahlreicher Holzgewächse meist Drusen vor, während späterhin nach Bildung des Periderms und der secundären Rinde die Einzelkrystalle vorwiegen. Von diesem Gesichtspunkte aus dürfte es auch verständlich sein, weshalb bei der Entleerung der Blätter im Herbste, die ja mit lebhaften Stoffwechselprocessen verbunden ist, stets Drusen gebildet werden. Neben derartigen ernährungsphysiologischen Einflüssen wird aber zweifellos in zahlreichen Fällen die specifische Constitution des Plasmas der betreffenden Krystallbehälter für die Ausbildungsweise der Kalkoxalatkrystalle — ob als Einzelkrystalle, als Raphidenbündel etc. — entscheidend sein; freilich ist uns eine Einsicht in die Mechanik dieser Beeinflussung vollständig verschlossen.

Die Form der Krystallbehälter ist sehr verschieden und in manchen Fällen

sicher von der Form der Krystalleinschlüsse abhängig. Den rundlichen Drusen entspricht eine isodiametrische Form der Behälter, den Raphidenbündeln eine gestreckte, schlauchförmige Gestalt derselben. Bisweilen sind die Wandungen der Behälter verkorkt. Was ihren Inhalt betrifft, so enthalten nach Johow die Raphidenschläuche von Tradescantia, Galanthus, Hyacinthus, Orchis u. a. Monocotylen auch im ausgebildeten Zustande einen lebenden Plasmaschlauch sammt Zellkern. Die Raphidenbündel selbst sind einem farblosen Schleime eingebettet, welcher im Innern einer grossen Vacuole auftritt, in Wasser rasch anquillt und die Membran zum Platzen bringen kann. Bei verschiedenen Pflanzen sind nach den Untersuchungen von Rosanoff, Pfitzer u. A. die Krystalldrusen oder Einzelkrystalle von einer dicht anliegenden Celluloseschicht umschlossen, welche an einer oder mehreren Stellen mit der Wand des Behälters verwachsen ist. Als Beispiele seien hier die Einzelkrystalle im Laube von Citrus, in der Rinde von Salix aurita, Celtis australis, Fagus silvatica u. a., ferner die Krystalldrusen im Marke von Kerria japonica, Ricinus communis, in den Blattstielen mancher Aroideen und im Fruchtfleisch einiger Rosen erwähnt (Fig. 189 *D*).

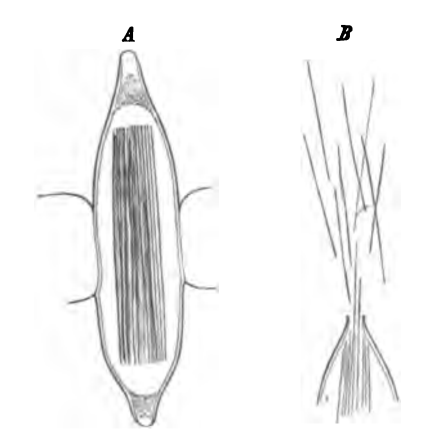
Für die Anordnung der Krystallbehälter sind verschiedene Momente maassgebend. Am häufigsten treten sie, wie andere Excretbehälter, in den parenchymatischen Gewebearten des Leitungssystems auf, in der primären und secundären Rinde, im Mark, im Parenchym der Blattnerven, wie überhaupt in der Nähe der Gefässbündel und speciell des Leptoms. Andererseits suchen die Krystallschläuche mit Vorliebe die unmittelbare Nachbarschaft von mechanischen Zellen und Strängen auf, eine Anordnung, deren Vortheil zweifelsohne darin besteht, dass bei dem vollständig aufgehobenen Stoffverkehr zwischen Bast und angrenzendem Leitparenchym die Anwesenheit selbst zahlreicher Krystallbehälter an der Grenze der beiden genannten Gewebesysteme in keiner Hinsicht stört. — Gewöhnlich treten die Krystallschläuche vereinzelt oder in Reihen auf. Letzteres gilt namentlich für die Raphidenschläuche der Commelineen, Amaryllideen und mancher Liliaceen. In der secundären Rinde vieler Holzgewächse kommt die Reihenbildung dadurch zu Stande, dass je eine Cambiumzelle durch Querwände in eine Anzahl von Kammern zerlegt wird, von welchen jede einen Einzelkrystall oder eine Druse enthält. Solche »Krystallfasern«, wie sie Hartig genannt hat, können aus einigen wenigen, aber auch aus 20—30 Kammern bestehen (Fig. 189 *B*).

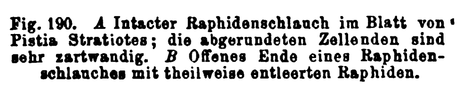
In der Mehrzahl der Fälle hat der in den Krystallbehältern abgelagerte oxalsaure Kalk die physiologische Bedeutung eines Excretes. Die durch gewisse Stoffwechselprocesse (Eiweissbildung) entstandene Oxalsäure, die für die Pflanze giftig ist, wird in ihrer Verbindung mit Kalk als schwerlösliches Kalkoxalat unschädlich. In manchen Fällen werden aber die Kalkoxalatkrystalle, wie de Vries, Tschirch, Schimper u. A. gezeigt haben, wieder aufgelöst und neuerdings in den Stoffwechsel einbezogen. Namentlich tritt dies bei Kalkmangel ein.

Dass in zahlreichen Fällen die Kalkoxalatkrystalle secundär auch als »mechanisches Schutzmittel« gegen Thierfrass in Betracht kommen, namentlich wenn sie von spiessförmiger Gestalt oder als Raphiden entwickelt sind, kann keinem Zweifel unterliegen. Bereits von Schroff wurde nachgewiesen, dass die hautreizende Wirkung des Saftes der Zwiebel von Scilla maritima auf dem Ein-

dringen von Raphiden in die Haut beruht und dass filtrirter Saft demnach keine Reizung hervorruft. Später hat Stahl das Gleiche für andere Pflanzen, speciell für Arum maculatum, festgestellt und durch Versuche gezeigt, dass blos mit Alkohol behandelte Blätter der genannten Pflanze von Schnecken kaum berührt werden, wogegen die mit verdünnter Salzsäure behandelten Blätter, deren Raphiden aufgelöst sind, sehr rasch verzehrt werden. Der Austritt der zahlreichen Krystallnadeln aus ihren Behältern wird in hohem Maasse durch den bei Wasseraufnahme stark quellenden Schleim unterstützt, in den die Raphidenbündel stets eingeschlossen sind. Dass auch die Form der Behälter sowie die Verdickungsweise der Wandungen in manchen Fällen als eine Anpassung an die Schutzfunction der Raphiden zu deuten ist, geht aus folgendem Beispiel hervor.

In den Blättern von Pistia Stratiotes werden die einschichtigen Parenchymlamellen des Aërenchyms von spindelförmigen Raphidenschläuchen durchquert, die beiderseits in die Lufthöhlen hineinragen (Fig. 190). Die abgerundeten Spitzen dieser Schläuche weisen eine äusserst zarte Zellwand auf, während die übrigen Membranpartien etwas verdickt, doch nicht cutinisirt sind. Nach mechanischer Verletzung der Schläuche (nicht aber bei einfachem Wasserzutritt) werden die Raphiden meist einzeln mit ansehnlicher Gewalt durch den aufquellenden Schleim herausgeschossen, wobei die zarte Membran der Schlauchspitze durchbohrt wird und bald vollständig verschwunden ist. Die Austrittsstellen der Raphiden sind hier also durch die verdünnten Wandpartien vorgezeichnet und überdies verhindert die conische Zuspitzung der Schlauchenden, dass das ganze Raphidenbündel auf einmal herausgeschleudert wird. Indem so eine Raphide nach der anderen austritt, kann der Angreifer an verschiedenen Körperstellen verwundet werden.




Fig. 190. *A* Intacter Raphidenschlauch im Blatt von Pistia Stratiotes; die abgerundeten Zellenden sind sehr zartwandig. *B* Offenes Ende eines Raphidenschlauches mit theilweise entleerten Raphiden.

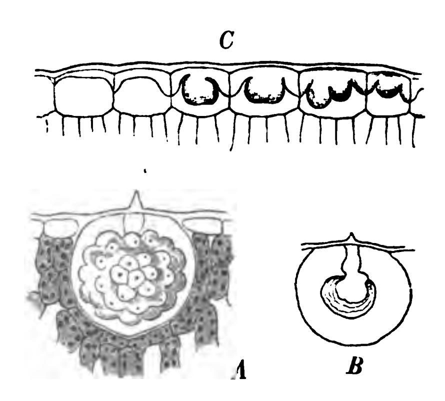


Fig. 191. Cystolithen aus dem Laubblatte von Ficus Carica. *A* Cystolith von der Blattunterseite. V. 280. *B* Entkalkter Cystolith aus einem im Herbste abgefallenen Blatte. *C* Gruppe von Epidermiszellen der Blattoberseite, deren verdickte Aussenwandungen mit kohlensaurem Kalk imprägnirt und mit cystolithenartigen Auswüchsen versehen sind.

5. Cystolithen[22]). Bei der grossen Mehrzahl der Urticaceen, Moraceen und Acanthaceen sowie einigen Combretaceen kommen eigenthümlich gestaltete Wandverdickungen vor, in welchen bedeutende Mengen von kohlensaurem Kalk

eingelagert sind: die sogenannten Cystolithen. Ihr Vorkommen beschränkt sich bei den Urticaceen und Moraceen (mit Ausnahme der Gattungen Pilea, Elatostemma und Myriocarpa) auf die Epidermis der Blätter; die Aussenwände einzelner Oberhautzellen, die sich gewöhnlich durch ihre Grösse auszeichnen, besitzen rundliche oder eiförmige Fortsätze, welche gestielt und mit spitzen oder stumpfen Warzen bedeckt sind. Der angeschwollene Theil des Fortsatzes gleicht so einer Maulbeere und hängt an dem Stiele weit in das Lumen der Zelle hinein; dasselbe wird von dem Cystolithen nicht selten fast ganz ausgefüllt. Besonders schön sind diese Gebilde bei verschiedenen Ficus-Arten (F. elastica, Carica u. a.) entwickelt (Fig. 191 *A*). Die Cystolithenzelle geht hier direct aus einer ungetheilt bleibenden Zelle des Protoderms hervor, während die angrenzenden Zellen sich oft mehrmals in tangentialer Richtung theilen und zu Wassergewebe werden. — Bei den Acanthaceen sind die Cystolithen gewöhnlich von spindelförmiger »Donnerkeil«-ähnlicher Gestalt. Das meist dünne, kurze Stielchen, welches dem Cystolithen seitlich aufsitzt, ist oft nur schwer zu finden. Das Vorkommen dieser Cystolithen beschränkt sich nicht blos auf die Oberhaut; sie treten auch in den parenchymatischen Geweben der Blätter, Stengel und der Wurzeln auf.

Wie bereits erwähnt, sind die Cystolithen reichlich mit kohlensaurem Kalk imprägnirt. Wird derselbe durch eine Säure gelöst, so bleibt ein substanzarmes Celluloseskelet übrig, welches concentrische Schichtung zeigt und bei den Moraceen von radial verlaufenden cellulosereicheren Fasern durchsetzt wird. Bei den spindelförmigen Cystolithen der Acanthaceen sind diese Fasern nach A. Zimmermann gerade die zellstoffärmsten Theile der Cystolithen. Wahrscheinlich enthält der Körper des Cystolithen auch etwas Kieselsäure. Bei den Moraceen und Urticaceen tritt eine starke Verkieselung des Stieles ein.

An die typischen Cystolithen schliessen sich einige verwandte Bildungen an. So besitzen z. B. im Laubblatte von Ficus Carica einzelne Gruppen von Epidermiszellen der Blattoberseite dickere Aussenwände mit knopfartig in die Zelllumina vorspringenden Fortsätzen (Fig. 191 *C*). Dieselben sind mit kohlensaurem Kalk imprägnirt. Hierher gehören auch die von Penzig beobachteten cystolithenähnlichen Bildungen verschiedener Cucurbitaceen.

Die Cystolithen dürften in der Regel als Excretbehälter anzusehen sein. Aus uns unbekannten Gründen besitzen offenbar die cystolithenführenden Pflanzen ein grosses Kalkbedürfniss und zur Ablagerung der bei den Stoffwechselprocessen überflüssig gewordenen Kalkmengen sind eigene Behälter nothwendig. Unter Umständen findet aber eine Auflösung und neuerliche Verwerthung des in den Cystolithen abgelagerten Kalkes statt. So beobachtete ich, dass in den Blättern des Feigenbaumes zur Zeit der herbstlichen Entleerung einzelne Cystolithen vollkommen kalkfrei sind und abgesehen von dem unveränderten Stiele blos aus dem geschrumpften und braun gewordenen Celluloseskelet bestehen (Fig. 191 *B*). Solche entkalkte Cystolithen kann man in grösserer Anzahl auch in den älteren Blättern von Ficus elastica beobachten, wenn die Pflanzen in zu kleinen Töpfen cultivirt werden und wahrscheinlich Mangel an Kalk leiden. In solchen Fällen gehen die Cystolithen einen Functionswechsel ein: aus Excretbehältern werden Reservestoffbehälter und der gelöste Kalk wird neuerdings im Stoffwechsel verwerthet.

6. Kieselkörper[23]). Bei verschiedenen Orchideen, Scitamineen, Palmen,

ferner auch bei den Hymenophyllaceen werden die Baststränge von zahlreichen kleinen, halblinsenförmigen Zellen bekleidet, welche Mettenius als Deckzellen oder Stegmata bezeichnet hat. Sie sind namentlich von Rosanoff und in neuerer Zeit von Kohl eingehender untersucht worden. Ihre der betreffenden Bastzelle anliegende Membranpartie ist mehr oder minder verdickt, während die gegenüberliegende, ausgebauchte Wandpartie in der Mitte zart bleibt und sich blos gegen den Rand zu allmählich verdickt. Im Lumen jeder Deckzelle tritt ein Kieselkörper ohne jede organische Grundlage auf, der meist von kegel- oder hütchenförmiger Gestalt ist und auf seiner Oberfläche häufig knötchenartige Protuberanzen trägt. Der Kieselkörper füllt meist den grössten Theil des Zelllumens aus.

Auf die eigenthümlichen Kieselkörper der Podostemaceen, die von Cario, Warming und Kohl genauer studirt worden sind, kann hier blos hingewiesen werden.

Da über die Function der Kieselkörper, beziehungsweise der sie enthaltenden Zellen noch nichts Sicheres bekannt ist[24]), so waren sie hier im Anschluss an die Excretbehälter zu erwähnen. Warming spricht ihnen bei den Podostemaceen eine mechanische Bedeutung zu, da diese Wasserpflanzen in reissenden Bächen und Flüssen leben, und deshalb gegen die scheerende Kraft des wirbelnden Wassers besonders geschützt sein müssen.

IV. Die Secretionsorgane und Excretbehälter der Thallophyten.

Sehr interessant gebaute Schleimgänge kommen in allen Organen der Laminariaceen vor. Nach Guignard's sorgfältigen Untersuchungen[25]) bestehen sie aus einem netzförmigen System von schizogen entstandenen Spalten, deren innere Wände von kleineren oder grösseren Zellgruppen ausgekleidet sind, die sich durch ihren Plasmareichthum und ihre deutlichen Zellkerne als die Secretzellen zu erkennen geben. Dieselben bilden wie gesagt kein zusammenhängendes Epithel, sondern blos isolirte Zellgruppen, von denen jede als eine Schleimdrüse zu bezeichnen ist. Sehr bemerkenswerth ist, dass von dem vielmaschigen mit Schleim erfüllten Spaltennetz aus einzelne Gänge und Spalten gegen die Organoberfläche zu gehen und erst unmittelbar unter der Epidermis blind enden. Wahrscheinlich sind sie, wenn auch nicht offene, Ausführungsgänge, durch welche der Schleim nach aussen tritt.

Bei den Pilzen sind in den Zwischenräumen des Hyphengeflechtes nicht selten harzartige Ausscheidungen eingelagert; ob dieselben in manchen Fällen von besonderen Drüsenhyphen secernirt werden, ist noch ungewiss. Sehr häufig sind den Pilzhyphen Kalkoxalatkrystalle aufgelagert; zur Ausbildung wirklicher Kalkoxalatbehälter kommt es nur ausnahmsweise. So finden sich in den schmalen Mycelhyphen von Phallus caninus einzelne, zu grossen kugeligen Blasen erweiterte Zellen vor, welche von kugeligen Sphärokrystallen aus Kalkoxalat fast ganz erfüllt sind. Was die in neuerer Zeit von Istvanffy, van Bambeke u. a. untersuchten, durch besondere Inhaltsstoffe ausgezeichneten Hyphen der Telephoreen u. a. Pilze betrifft, so kann auf sie hier schon deshalb nicht näher eingegangen werden, weil die ernährungsphysiologische Bedeutung jener Substanzen

noch ganz unbekannt ist. Manche von den betreffenden Hyphen mögen als Excretbehälter fungiren, andere speichern vielleicht plastische Baustoffe auf und wieder andere mögen als Leitungshyphen dienen.

V. Die Entwickelungsgeschichte der Secretionsorgane und Excretbehälter.

Die im vorstehenden Abschnitte besprochenen Organe können aus allen drei primären Bildungsgeweben hervorgehen.

Die Entstehung von Secretionsorganen aus dem Protoderm bedarf, soweit es sich um die Hautdrüsen handelt, kaum einer besonderen Auseinandersetzung. Allein es kommen auch Fälle vor, in welchen der Lage nach innere Drüsen entwickelungsgeschichtlich blos aus dem Protoderm hervorgehen. Es sind dies nach den Untersuchungen Höhnel's die unter der Epidermis liegenden Drüsen von Amorpha, Myrtus und Eugenia. Bei den Amorpha-Arten streckt sich zunächst eine Gruppe von Protodermzellen in radialer Richtung; dann folgen tangentiale Theilungen, welche zur Differenzirung der Secretzellen und der secundären Epidermis führen; ausserdem werden noch 1—2 Zelllagen gebildet, welche die neue Epidermis von den Secretzellen trennen. Anfänglich wölbt sich die junge Drüse nach aussen vor und lässt in diesem Stadium ihre protodermale Herkunft noch leichter erkennen. Im ausgebildeten Zustande aber »ist die ganze grosse Drüse durch die gespannte Epidermis in das Mesophyll hineingepresst« und nichts erinnert mehr an ihre eigenthümliche Entwickelungsgeschichte. Auf Grund dieser letzteren müsste man demnach die in Rede stehenden Drüsen zu den äusseren rechnen (wie dies auch Höhnel thut), während sie doch thatsächlich innere Drüsen sind.

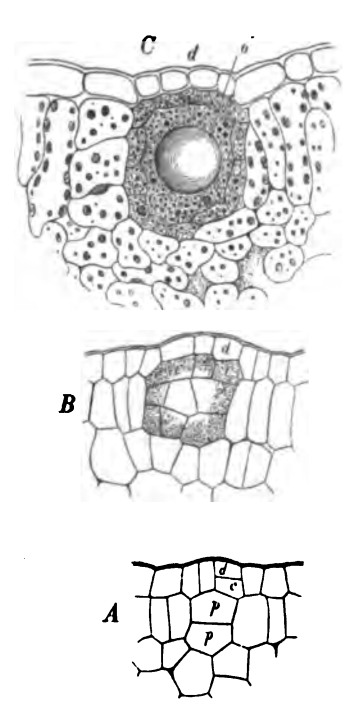


Fig. 192. Drüsen der Blattoberseite von Dictamnus Fraxinella, *A* erste Anlage, *p* und *c* Mutterzellen des Secretionsgewebes, *d* Mutterzelle der secundären Epidermis. *B* älteres Stadium, *C* fertige Drüse, *o* ätherischer Oeltropfen, *d* secundäre Epidermis; nach Rauter (aus Sachs' Lehrbuch).

Den Uebergang zu den grundmeristematischen Secretionsorganen bilden nach den Untersuchungen Rauter's die subepidermalen Drüsen im Blatte von Dictamnus Fraxinella (Fig. 192). Dieselben gehen aus zwei Urmutterzellen hervor: einer Protodermzelle und einer darunter liegenden Grundmeristemzelle. Die erstere theilt sich zunächst in tangentialer Richtung. Aus der äusseren Tochterzelle wird die secundäre Epidermis, während die innere Tochterzelle sich weiter theilend

Secretzellen bildet. Die Mehrzahl der letzteren geht allerdings aus der zum Grundmeristem gehörigen Zelle hervor. So bilden diese Drüsen ein Seitenstück zu den peripheren Bastbündeln im Halme von Papyrus antiquorum, welche gleichfalls zum Theil protodermalen, zum Theil grundmeristematischen Ursprungs sind.

Die protodermale Entstehungsweise von Excretbehältern ist verhältnissmässig seltener. Ich erinnere hier an die epidermalen Gerbstoffschläuche von Saxifraga Cymbalaria und Sedum spurium, sowie an die Cystolithen der Urticaceen, Moraceen und theilweise auch der Acanthaceen.

Die Entstehung von Secretionsorganen und Excretbehältern aus dem Grundmeristem bedarf wohl keiner näheren Besprechung. Die grosse Mehrzahl der inneren Drüsen, der Secretgänge, Schleim-, Harz- und Oelbehälter, Krystall- und Gerbstoffschläuche ist an dieser Stelle zu erwähnen.

Aus Procambium endlich entstehen die Secretzellen der im primären Leptom auftretenden Harz- und Oelgänge der Araucarien, Clusiaceen und Anacardiaceen, sowie die im Hadromtheil der primären Stammbündel auftretenden Harzgänge verschiedener Coniferen (Pinus, Larix etc.). Die rindenständigen Oelgänge wohl aller Umbelliferen werden nach Ambronn's Untersuchungen gemeinschaftlich mit Collenchymsträngen oder Mestombündeln angelegt und gehen mit diesen letzteren aus einheitlichen Procambiumsträngen hervor. Zum Schlusse ist noch darauf hinzuweisen, dass die Stegmata durch Quertheilung der peripheren Zellen von Procambiumsträngen entstehen, die sich im Uebrigen zu Bastbündeln entwickeln.

Anmerkungen.

1) Die älteren Anatomen waren gewöhnlich sofort bereit, irgend ein Gebilde als »Drüse« anzusprechen, wenn es auch nur ganz äusserlich durch seine wärzchenförmige Gestalt etc. dem unklaren Begriffe einer »Glandel« oder Drüse zu entsprechen schien. Erst Link stellte in seinen Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen die Forderung auf, dass blos secernirende Organe als Drüsen zu bezeichnen seien. Eine verhältnissmässig genaue Umgrenzung des Begriffes finden wir bei Meyen (Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen 1837), welcher allerdings auch die Schliesszellen der Spaltöffnungen und die Brennhaare als Drüsen ansprach. Von Unger (Anatomie und Physiologie der Pflanzen, 1855) wurden auch die Excretbehälter, mögen sie ein- oder mehrzellig sein, zu den Drüsen gerechnet.

Unter den neueren Autoren will de Bary die Bezeichnung »Drüse« blos für die Hautdrüsen gelten lassen, den Ausdruck »innere Drüsen« dagegen aufgeben und statt dessen blos von »intercellularen Secretbehältern« sprechen (Vgl. Anatomie p. 97 u. 98). Nach de Bary käme es also nur auf die topographische Lagerung, resp. die entwickelungsgeschichtliche Herkunft an, ob ein bestimmtes Organ als Drüse zu bezeichnen ist oder nicht. Es unterliegt keinem Zweifel, dass auf diese Weise anatomisch und physiologisch zusammengehörige, resp. verwandte Organe ohne genügenden Grund auseinandergerissen werden. In den letzten Jahren



ist denn auch ohne Rücksicht auf de Bary's obigen Vorschlag der Ausdruck »innere Drüsen« schon mehrmals im herkömmlichen Sinne angewendet worden, so u. A. von Höhnel in seinen sorgfältigen »Anatomischen Untersuchungen über einige Secretionsorgane der Pflanzen« und von Sachs in seinen »Vorlesungen über Pflanzenphysiologie«.

2) Fr. Unger, Ueber die Allgemeinheit wässeriger Ausscheidungen und deren Bedeutung für das Leben der Pflanze, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 28 1858; A. de Bary, Vgl. Anatomie der Vegetationsorgane p. 54 ff. und 391 ff.; Moll, Untersuchungen über die Tropfenausscheidung und Injection bei Blättern, Verslagen en Mededeelingen der k. Akademie van Wetenschappen, II. R. 15. Bd. Amsterdam 1880; G. Volkens, Ueber Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen, Jahrbuch des k. bot. Gartens zu Berlin, 1883 Bd. II; H. Potonié, Ueber die den Wasserspalten physiologisch entsprechenden Organe bei fossilen und recenten Farnarten, Sitzungsber. der Gesellsch. naturf. Freunde zu Berlin 1892 Nr. 7; W. Gardiner, On the physiological significance of water glands and Nectaries, Proceedings of the Cambridge Philos. Soc. Vol. V. (Ref. in der Bot. Ztg. 1884); G. Haberlandt, Ueber Wasser secernirende und absorbirende Organe, I. und II. Abhandlung, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 193, 1894 und Bd. 104, 1895; Derselbe, Ueber Bau und Function der Hydathoden, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. XII, 1894.

Ich habe in meiner oben citirten Abhandlung (Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. 104 I. Abth. p. 49, 50) folgende Uebersicht über die verschiedenen Typen der Hydathoden mitgetheilt:

I. Hydathoden ohne directen Anschluss an das Wasserleitungssystem.

1. Einzellige Hydathoden: Umgewandelte Epidermiszellen (Gonocaryum pyriforme, Anamirta Cocculus).
2. Mehrzellige Hydathoden (Trichomhydathoden); gewöhnliche Haare, Keulen-, Köpfchen- und Schuppenhaare (Machaerium oblongifolium, Phaseolus multiflorus, Piperaceen, Bignonia brasiliensis, Spathodea campanulata, Artocarpus).

II. Hydathoden mit directem Anschluss an das Wasserleitungssystem.

1. Hydathoden ohne Wasserspalten (Farn-Typus).
2. Hydathoden mit Wasserspalten.

a) Hydathoden mit Epithemen. α) Die Secretion beruht auf activer Wasserauspressung seitens des Epithemgewebes (Conocephalus ovatus, Ficus sp.). β) Die Secretion beruht auf Druckfiltration (Fuchsia). b) Hydathoden ohne Epitheme. Die Secretion beruht auf Druckfiltration (Vicia sepium, Secale cereale).

3) Waldner, Die Kalkdrüsen der Saxifragen, Mitth. des naturw. Vereins für Steiermark, 1877; G. Volkens, Die Kalkdrüsen der Plumbagineen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. II. Bd. 1884; M. Woronin, Notiz über die Structur der Blätter von Statice monopetala, Bot. Ztg. 1885. — G. Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste, 1887 p. 27 ff.; R. Marloth, Zur Bedeutung der Salz abscheidenden Drüsen der Tamariscineen, Berichte der deutsch. bot. Ges. V. Bd. 1887.

Hinsichtlich der Bedeutung des von den Salzdrüsan einiger Tamaricaceen und anderer Wüstenpflanzen ausgeschiedenen hygroskopischen Salzgemisches (in welchem die Chloride des Natriums, Calciums und Magnesiums, doch auch Nitrate und Phosphate vorkommen) sind die Ansichten getheilt. Volkens, der diese Drüsen zuerst beobachtet hat, nimmt an, dass das von der Salzkruste zur Nachtzeit aus der Luft aufgenommene Wasser von der Pflanze absorbirt wird, obgleich die Aufnahme von Wasser aus einer concentrirten Salzlösung all unsern bisherigen Erfahrungen widersprechen würde. Marloth dagegen meint, dass die weisse Salzkruste die Insolationswirkung herabsetzt und dass auch die beim Verdampfen des zur Nachtzeit aufgenommenen Wassers entstehende Verdunstungskälte durch Abkühlung der besonnten Pflanzentheile biologisch vortheilhaft ist. — Am wahrscheinlichsten ist, dass durch die Salzausscheidung in erster Linie blos eine zu reichliche Salzanhäufung in der Pflanze vermieden werden soll.

4) M. Treub, Les bourgeons floraux du Spathodea campanulata Beauv., Annales du Jardin bot. de Buitenzorg, Vol. VIII, 1889; G. Kraus, Wasserhaltige Kelche bei Parmentiera cereifera Seem., Flora 1895, Ergänzungsband.

5) Ch. Darwin, Insectivorous Plants. London 1875; de Bary, Vgl. Anatomie p. 389 und 390; K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II. Theil 1891 V. Insectivoren Arth. Meyer und A. Dewèvre, Ueber Drosophyllum lusitanicum, Bot. Centralblatt, 60. Bd. 1894; G. Haberlandt, Ueber Wasser secernirende und absorbirende Organe, II. Abhandlung, Sitzungsber. der Wiener Akademie 104. Bd. 1895 p. 92 ff.

6) E. Tangl, Studien über das Endosperm einiger Gramineen, Sitzungsber. der Wiener Akademie, 92. Bd. 1885; G. Haberlandt, Die Kleberschicht des Grasendosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 8. Bd. 1890; J. Grüss, Die Diastase im Pflanzenkörper, ebenda, 13. Bd. 1895.

7) Meine Auffassung der Kleberschicht des Grasendosperms als Diastase ausscheidendes Drüsengewebe ist zunächst von Brown und Morris (Researches on the Germination of some of the Gramineae, Journ. of the Chemical Society, 1890 p. 458) bekämpft worden. Dieselben nehmen an, dass die Auflösung der Stärke ausschliesslich durch von dem Absorptionsepithel des Scutellum's ausgeschiedene Diastase bewirkt wird. Ihr Haupteinwand richtet sich gegen meine Deutung des Versuchsergebnisses mit isolirten Fragmenten der Kleberschicht, die nach vorausgegangenem Abspülen aufgetragene Stärkekörner sehr bald und energisch zu corrodiren resp. zu lösen vermag. Brown und Morris bestätigen die Richtigkeit dieser Beobachtung, sie sind aber der Meinung, dass die Kleberschicht, sowie die Frucht- und Samenschale, einen Theil der vom Scutellum ausgeschiedenen Diastase »namentlich in ihren Intercellularräumen« zurückhalten, dass dieselbe selbst durch längeres Waschen der Schnitte kaum zu entfernen sei, und dass blos hierauf die diastatische Wirkung der Kleberschicht beruhe. Um diesen Einwand zu widerlegen, habe ich folgenden Versuch angestellt. An keimenden Roggenkörnern wurde knapp an dem Scutellumrande in der Frucht- und Samenschale ein Schlitz angebracht und durch denselben ein ca. 2 qmm grosses Stück einer Frucht- und Samenschale sammt daran haftender Kleberschicht eingeschoben, welches von einem gequollenen, aber noch nicht keimenden Korne stammte. Dieses Stück befand sich also zwischen der Kleberschicht und dem stärkehaltigen Theile des Endosperms in jener Spalte, in der nach Brown und Morris die vom Scutellum ausgeschiedene Diastase sich ausbreitet. Nach 24 Stunden wurden die Schnitte herausgenommen, $^1/_2$ Stunde lang unter Wasser getaucht, dann sorgfältig abgespült und auf der Kleberschicht-Seite mit Stärkebrei bedeckt. Von den keimenden Körnern, in denen die Schnitte steckten, wurden Fragmente der Frucht- und Samenschale sammt der Kleberschicht herausgeschnitten und in genau derselben Weise behandelt. Nach 24 Stunden zeigten die Stärkekörner auf jenen Schnitten, die vorher in den Schlitzen steckten, nicht die geringsten Corrosionen, obwohl die Schnitte reichlich Zeit und Gelegenheit gehabt hätten, sich mit Diastase zu imprägniren. Dieses Ergebniss beweist zugleich, dass man durch sorgfältiges Waschen der Schnitte die ihnen adhärirende Diastase so gut wie vollständig entfernen kann. Die auf den anderen, von den keimenden Körnern herstammenden Schnitten befindlichen Stärkekörner waren nach 24 Stunden der Mehrzahl nach stark corrodirt, obgleich die Schnitte vorher ebenso sorgfältig gewaschen worden waren, wie die von Anfang an isolirten Fragmente. Damit ist erwiesen, dass der Einwand von Brown und Morris nicht stichhaltig ist; die Kleberschicht scheidet thatsächlich selbstproducirte, und nicht etwa ihr blos anhaftende Diastase aus.

Später haben Pfeffer und Hansteen (Ueber die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen, Sitzungsberichte der k. sächs. Akad. d. Wissensch. 1893 und Flora 1894, Ergänzungsband) gefunden, dass Maisendosperme, von denen die Kleberschicht entfernt worden ist, auf Gips und in vielem Wasser stehend ebenso energisch entleert werden, wie bei Gegenwart der Kleberschicht. Sie folgern daraus, dass letztere zur Auflösung der Stärke nichts beitrage. Dieser Schluss ist aber deshalb ungerechtfertigt, weil aus der Thatsache, dass auch bei fehlender Kleberschicht eine Entleerung des Endosperms erfolgen kann, nicht ohne weiteres zu folgern ist, dass auch im intacten Korne die Kleberschicht bei der Stärkeauflösung keine Rolle spielt. Die Fähigkeit der stärkehaltigen Endospermzellen, Diastase zu bilden, habe ich nie bestritten, doch halte ich dafür, dass diese selbstproducirte Diastasemenge unter normalen Verhältnissen nicht ausreicht, um eine rasche Entleerung des Endosperms zu ermöglichen. Bei der Pfeffer-Hansteen'schen Versuchsanstellung war das stärkehaltige Endosperm gezwungen, die nöthige Diastasemenge selbst zu produciren. Da ist es nun sehr wahrscheinlich, dass ein selbstregulatorischer Vorgang eingegriffen und eine Steigerung der Diastaseproduction bewirkt hat. Uebrigens soll nach Grüss eine Gipslösung die stärkeauf-

lösende Wirkung der Stärke bedeutend steigern; man darf daher, um einwandfreie Ergebnisse zu erzielen, die Endosperme nicht an Stelle des Scutellums mit einem Gipsfusse versehen.

Schliesslich möchte ich bemerken, dass ich meine Versuche hauptsächlich mit den Früchten von Secale cereale, ferner auch mit Triticum vulgare und Hordeum angestellt habe und dass sich meine Versuchsergebnisse zunächst nur auf typische Grasfrüchte beziehen. Wenn die Früchte von Zea Mais thatsächlich ein etwas abweichendes Verhalten zeigen sollten, so könnte dies im Hinblick auf die massige Entwickelung des stärkehaltigen Theiles des Endosperms nicht überraschen.

8) W. Behrens, Die Nectarien der Blüthen, Flora 1879; G. Bonnier, Les nectaires, Annales des sciences nat., Bot. S. 6 T. VIII 1879; W. Wilson, The cause of the Excretion of Water on the Surface of Nectaries, Untersuchungen aus dem bot. Inst. zu Tübingen, I. Bd. 1881; A. F. W. Schimper, Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika, Jena 1888 (mit einem ausführlichen Verzeichniss der Litteratur über extranuptiale Nectarien); C. E. Correns, Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der extranuptialen Nectarien von Dioscorea, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 97, 1888; G. Haberlandt, Sitzungsberichte der Wiener Akademie, Bd. 104, I. Abth. 1895, p. 100 ff.

9) F. J. F. Meyen, Ueber die Secretionsorgane der Pflanzen, gekrönte Preisschrift Berlin 1837; J. Hanstein, Ueber die Organe der Harz- und Schleimabsonderung in den Laubknospen, Bot. Ztg. 1868; J. Rauter, Zur Entwickelungsgeschichte einiger Trichomgebilde. Denkschriften der Wiener Akademie Bd. 31, 1871; J. Reinke, Beiträge zur Anatomie der an Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Secretionsorgane, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. X. Bd. 1875; de Bary, Vergleichende Anatomie p. 93 ff.; J. Behrens, Ueber einige ätherisches Oel secernirende Hautdrüsen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch Bd. IV, 1886; A. Scherffel, Die Drüsen in den Rhizomschuppen von Lathraea squamaria, Mitth. aus dem bot. Institut zu Graz, Jena 1888; A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, Wien und Leipzig. 1889 p. 461 ff.

10) A. de Bary vertritt in seiner Vergl. Anatomie (p. 94, 98, 99) eine andere, bereits von Hanstein (Bot. Ztg. 1868 p. 776—778) angedeutete Auffassung in Bezug auf den Secretionsprocess der ätherisches Oel, resp. Harz ausscheidenden Hautdrüsen. Das unterhalb der Cuticula sich ansammelnde und diese blasig abhebende Secret soll erst in der Wand selbst abgeschieden werden und vielleicht in dieser auch entstehen; im Zellinhalt resp. im Plasmakörper der Secretzellen soll während der intensivsten Secretbildung kein vorgebildetes Secret zu sehen sein. Erst in alten Drüsenzellen, deren secretbildende Thätigkeit im Erlöschen ist, kommen nach de Bary grössere Ansammlungen des harzigen Secretes vor; de Bary spricht die Vermuthung aus, dass auch diese Secretmassen in der Wand entstanden und aus dieser ins Innere der Zelle getreten seien.

Dem gegenüber muss betont werden, dass in jedenfalls zahlreichen Fällen das Secret bereits im Plasma der Drüsenzellen auftritt, und zwar nicht erst, wenn dieselben zu altern beginnen. In diesem Punkte kann ich die neueren Angaben von Behrens nur bestätigen. Das in alten Drüsenzellen enthaltene Secret, dessen Vorhandensein im Zelllumen auch de Bary zugiebt, ist nichts anderes, als jene Secretmenge, deren Austritt der alternde Protoplast nicht mehr zu bewirken vermag.

11) G. Volkens, Ueber Pflanzen mit lackirten Blättern, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. Bd. VIII. 1890.

12) Stahl (Pflanzen und Schnecken, p. 3) lässt das von mir angeführte Beispiel von Thymus Serpyllum nicht gelten, indem er behauptet, dass durch das Secret jedenfalls viele omnivore Thiere von dieser Pflanze abgehalten werden. Er meint, dass es für eine Pflanze von grösster Bedeutung sein kann, einen Feind mehr oder weniger zu haben, und führt als Beispiel die Reblaus an. Es ist ganz richtig, das ein specifischer Feind, der nur einer einzigen Pflanzenart angepasst ist, dieser verderblich werden kann, allein gerade der Thymian lehrt, dass manche Pflanze trotz solcher specifischer Feinde ganz gut weiter gedeiht. Ein omnivores Thier hat aber wohl noch niemals die Existenz einer bestimmten Pflanzenart gefährdet.

13) Tyndall liess durch einen Pappcylinder, welcher mit dem betreffenden ätherischen Oele getränkt war, Luft strömen und bestimmte dann die Diathermansie derselben. War die Luft mit dem Dampf des Rosenöls geschwängert, so absorbirte sie das 36fache der Wärmemenge, welche reine Luft absorbirt; für Wermuthöl betrug diese Zahl 41, für Zimmtöl 43,



Citronenöl 65, Rosmarinöl 74, Kamillenöl 87, Cassiaöl 109, Anisöl 352. — Vgl. Focke, Die Schutzmittel der Pflanze etc., Kosmos V. Jahrg. p. 412.

14) K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Bd. p. 232 ff. Vgl. auch A. J. Schilling, Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen, Flora 1894.

15) Ausser den schon oben citirten Abhandlungen Meyen's und Rauter's sind noch hervorzuheben: B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1868; F. v. Höhnel, Anatomische Untersuchungen über einige Secretionsorgane der Pflanzen, Sitzungsberichte der Wiener Academie 86. Bd. I. Abth. 1881; de Bary, Vergl. Anatomie p. 210 ff.; A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie p. 477 ff.; Derselbe, Ueber die Bildung von Harzen und äther. Oelen im Pflanzenkörper, Pringsheim's Jahrb. 25. Bd. 1898; W. Sieck, Die schizolysigenen Secretbehälter, ebenda, 27. Bd. 1895; G. Lutz, Ueber die oblito-schizogenen Secretbehälter der Myrtaceen, Bot. Centralblatt Bd. 64, 1895.

16) B. Frank, Beiträge zur Pflanzenphysiologie, Leipzig 1868; Ph. v. Tieghem, Les canaux sécréteurs des plantes, Annales des sciences naturelles, Bot. S. V. T. XVI, 1872; A. Trécul in den Comptes rendus, 1865, 1866 und 1867; F. Thomas, Zur vergl. Anatomie der Coniferenblätter, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. IV; de Bary, Vgl. Anatomie p. 210 ff. und p. 455 ff.; M. Möbius, Die mechanischen Scheiden der Secretbehälter, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. 16. Bd. 1885; A. Tschirch, Angewandte Pflanzenanatomie, p. 477 ff.; J. Moeller, Ueber Liquidambar und Storax, Zeitschrift des allg. österr. Apotheker-Vereins 1896.

17) Die Angaben von de Bary (Vergl. Anatomie p. 457) und Tschirch (Angewandte Pflanzenanatomie p. 487 ff.) über den Verlauf der Harzgänge von Pinus und Juniperus sind demnach unrichtig.

18) A. de Bary, Vgl. Anatomie p. 152 ff.; A. Tschirch, Angew. Pflanzenanatomie, p. 472 ff.; H. Molisch, Grundriss einer Histochemie der pflanzl. Genussmittel, Jena 1891; E. Zacharias, Ueber Secretbehälter mit verkorkten Membranen, Bot. Ztg. 1879.

19) Dippel, Die milchsaftführenden Zellen der Hollunderarten, Verhandl. d. Nat. Vereins f. Rheinl. u. Westfalen, 22. Jahrg.; Sachs, Unters. über die Keimung der Schminkbohne, Sitzungsber. der Wiener Acad. 1859; Engler, Bot. Ztg. 1871.

20) E. Heinricher, Die Eiweissschläuche der Cruciferen und verwandte Elemente in der Rhoeadinen-Reihe, Mittheil. aus dem bot. Inst. zu Graz, 1888; L. Guignard, Sur la localisation des principes qui fournissent les essences sulfurés des Crucifères, Compt. rend. 1890 T. 111; Derselbe, Sur la localisation des principes actifs chez les Tropéolées, Comptes rendus, T. 117; Derselbe, Sur la localisation des principes actifs chez les Limnanthées, Comptes rendus, T. 117; Derselbe, Recherches sur la localisation des principes actifs chez les Capparidées, Tropéolées, Limnanthées, Résedacées, Journal de Botanique, 1893; W. Spatzier, Ueber das Auftreten und die physiolog. Bedeutung des Myrosins in der Pflanze, Pringsheim's Jahrb. Bd. 25, 1893.

21) Ueber die Krystallbehälter schrieben u. A.: Sanio, Monatsberichte der Berliner Academie 1857; Hanstein, ebendaselbst 1859; G. Holzner, Flora 1864 und 1867; G. Hilgers, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Botanik VI. Bd. 1867; Schroff, Beiträge zur näheren Kenntniss der Meerzwiebel, Wien 1865; Rosanoff, Bot. Ztg. 1865 und 1867; Pfitzer Flora 1872; J. Möller, Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882, p. 420—422 und 431—435; L. Kny, Ueber Krystallbildung beim Kalkoxalat, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch, 1887; E. Stahl, Pflanzen und Schnecken, Jenaische Zeitschrift für Naturw. u. Medizin, Bd. 22. 1888; F. G. Kohl, Anatomisch-physiologische Untersuchungen der Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze (Mit ausführlichen Litteraturangaben).

22) Ueber Cystolithen schrieben u. A.: Schacht, Abhandlungen der Senckenbergischen Gesellschaft I, p. 133; Weddell, Annales d. sciences naturelles S. IV, T. II, p. 267; C. Richter, Beiträge zur genaueren Kenntniss der Cystolithen und einiger verwandten Bildungen im Pflanzenreich, Sitzungsberichte der Wiener Acad. 76. Bd. I. Abth. 1877; O. Penzig, Bot. Centralblatt, Bd. VIII, 1881, p. 393; C. Giesenhagen, Das Wachsthum der Cystolithen von Ficus elastica, Flora 1890; A. Zimmermann, Ueber die radialen Stränge der Cystolithen von Ficus elastica. Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. IX. Bd. 1891. Vgl. ferner Giesenhagen, ebenda p. 74 ff. und Zimmermann, ebenda p. 126 ff.

23) Ueber die Stegmata schrieben: G. Mettenius, Abhandl. der math.-phys. Cl. der sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. VII. 1864; Rosanoff, Bot. Ztg. 1871; Cario, Bot. Ztg. 1881; E. Warming, Etudes sur la famille des Podostemacées, Copenhague 1881—1888; F. G. Kohl, Kalksalze und Kieselsäure in der Pflanze, Marburg 1889.

24) Die Annahme Kohl's (l. c. p. 297 ff.), dass die Stegmata der Palmen, Orchideen etc. als »Kegelventile« fungiren, welche den Uebertritt von Wasser aus den Bastzellen in die Intercellularen des angrenzenden Parenchyms möglichst erleichtern, eine Rückbewegung des Wassers in die Bastzellen aber unmöglich machen sollen, entbehrt jeder Begründung. Kohl wurde zu dieser Ansicht durch die Form der Stegmata und der in ihnen enthaltenen Kieselkörper gedrängt, ferner auch durch den Umstand, dass die Deckzellen einerseits in der Regel an Intercellularräume grenzen und andererseits häufig durch Tüpfelcanäle mit dem Bastzelllumen communiciren. Da es aber mehr als unwahrscheinlich ist, dass die Durchlüftungsräume bei erhöhtem Wurzeldruck von den Bastst rängen aus mit Wasser injicirt werden, da sich ferner eine solche Injection unter normalen Verhältnissen überhaupt nicht beobachten lässt und da endlich gar nicht einzusehen ist, weshalb gerade der Rücktritt des Wassers in die Baststränge verhütet werden soll, so muss die von Kohl ausgesprochene Hypothese als vollkommen haltlos bezeichnet werden.

25) L. Guignard, Observations sur l'appareil mucifère des Laminariacées, Annales des sciences nat. Bot. VII. S. T. 15 1892.

Elfter Abschnitt.

Apparate und Gewebe für besondere Leistungen.

I. Vorbemerkung.

Die in den bisherigen Abschnitten besprochenen anatomisch-physiologischen Gewebesysteme und localen Apparate kommen bei allen oder wenigstens bei der Mehrzahl der höher entwickelten Pflanzen vor. Die Leistungen, die sie vollziehen, sind eben ganz allgemeiner Natur. Nun giebt es bei vielen Pflanzen in Folge specieller Anpassungen histologische Einrichtungen verschiedener Art, die in keinem der bisher behandelten Gewebesysteme zwanglos untergebracht werden können. Hierher gehören z. B. verschiedene Einrichtungen zu mechanischen Zwecken, die aber mit der Festigung des Pflanzenkörpers nichts zu thun haben, und die deshalb nicht im Abschnitt über das mechanische System zu besprechen waren. Die »Kletterhaare« von Schlingpflanzen, die Schleimhaare verschiedener Samenschalen sind Beispiele solcher Einrichtungen. Sofern sich derartige Apparate und Gewebe für besondere Leistungen ausschliesslich auf die Blüthe und Frucht beschränken und im Bereich der Vegetationsorgane der Natur der Sache nach nicht vorkommen, kann auf sie, dem Plane dieses Buchs entsprechend, nicht eingegangen werden. Eine »biologische Anatomie von Blüthe und Frucht«, für die in den Arbeiten von Correns, Klebs, Steinbrinck, Schimper u. A. bereits sehr bemerkenswerthe Vorarbeiten vorliegen, würde in einer nur halbwegs ausführlicheren Bearbeitung für sich allein ein Buch bilden. Jene speciellen Einrichtungen der Blüthenregion dagegen, die auch im anatomischen Bau der Vegetationsorgane ihre Analoga finden, sollen in diesem Abschnitte berücksichtigt werden; es ist also z. B. auf die hygroskopischen Bewegungsmechanismen verschiedener Früchte aus dem Grunde einzugehen, weil analoge Einrichtungen auch an Laubblättern und Laubsprossen zu beobachten sind.

Den Hauptinhalt dieses Abschnittes bildet die Besprechung der Bewegungsgewebe und der reizpercipirenden und reizleitenden Organe und Gewebe. Wenn die hierher gehörenden Einrichtungen nicht in besonderen Abschnitten erörtert werden, die sich den Abschnitten über die bisher besprochenen Systeme gleichwerthig anzureihen hätten, so unterbleibt dies nur deshalb, weil eine gleichmässige Darstellung dieser Stoffgebiete gegenwärtig noch nicht möglich ist. Immerhin soll aber versucht werden, auch für die hierhergehörigen Einrich-

tungen nicht nur den allgemeinen Rahmen festzustellen, sondern auch einige Lücken auszufüllen, die sich bei der Anordnung der bisher bekannten Thatsachen innerhalb dieses Rahmens fühlbar machen.

II. Haftorgane.

Das durchgreifendste biologische Unterscheidungsmerkmal zwischen Thieren und Pflanzen besteht darin, dass den letzteren, wenn wir von gewissen Entwickelungszuständen und einigen Gruppen der Thallophyten absehen, das freie Locomotionsvermögen abgeht, dass sie dauernd an das jeweilige Substrat gefesselt sind. Eine genügende Fixirung an oder in dem Substrate ist für sie unerlässlich. Insoweit diese Befestigung bei grünen Landpflanzen durch das Wurzelsystem und durch die Wurzelhaare, bei den Moosen durch die Rhizoiden, bewerkstelligt wird, ist darauf unter Hinweis auf schon früher Gesagtes (vergl. S. 192) nicht näher einzugehen. Ebenso ist bereits an anderer Stelle auf die Haftscheiben und wurzelähnlichen Haftorgane verschiedener Algen hingewiesen worden. An dieser Stelle können wir uns darauf beschränken, die Haftorgane der Schling- und Kletterpflanzen, einiger Epiphyten, sowie der keimenden Samen und Keimpflanzen zu beschreiben, wobei natürlich auf complicirter gebaute Haftorgane, wie Blatt- und Stengelranken, nur insoferne einzugehen ist, als sie histologisch differenzirte Befestigungs-Einrichtungen aufweisen.

Die Kletterhaare der Schling- und Kletterpflanzen sind sehr verschieden gebaut, dabei aber doch meist so eingerichtet, dass sie das Aufwärtsgleiten der wachsenden Stengel längs der Stütze nicht verhindern und nur das Abwärtsgleiten unmöglich machen. Wenn man daher ein solches Stengelorgan, z. B. von Galium Aparine, Apios tuberosa, Humulus Lupulus zwischen zwei Fingern fasst und mit denselben abwärts fährt, so spürt man kaum einen Widerstand; wenn man dagegen aufwärts, gegen die Stengelspitze zu, fährt, so ist die Reibung häufig so gross, dass die Finger am Stengel haften bleiben; die Widerhaken der Kletterhaare sind eben mit der Spitze nach abwärts gekehrt.

Bei Phaseolus vulgaris und multiflorus zeigen die Widerhaken ausnahmsweise keine bestimmte Orientirung. Die Spitze ist zwar häufig nach abwärts, gegen die Stengelbasis gekrümmt, noch häufiger aber nach aufwärts, zuweilen auch nach der Seite. Es hängt dies wahrscheinlich damit zusammen, dass das Kletterhaar am Stengel nicht unverrückbar fixirt ist, sondern eine gewisse Beweglichkeit besitzt. Die eigentliche Haarzelle wird gegen die Basis zu dünnwandig und sitzt einer starren, dickwandigen Stielzelle auf, oberhalb welcher mancherlei Biegungen und Drehungen der mit dem Widerhaken versehenen Haarzelle möglich sind (Fig. 193 *D*).

Im einfachsten Falle ist das Kletterhaar einzellig mit umgebogener scharfer Spitze und gegen diese zunehmender Wandverdickung (Galium Aparine, Fig. 193 *B*). Bei Humulus Lupulus sitzt das zweischenkelige »Ankerhaar« einem vielzelligen Postamente schräg auf, so dass es gegen abwärts zu von der Stengeloberfläche mehr absteht (Fig. 193 *A*). Sehr vollkommen sind die einzelligen Kletterhaare der Loasaceen gebaut, indem dieselben mit quirlig angeordneten

kleinen, doch scharfen Widerhaken versehen sind, die als zarte Membranausstülpungen angelegt werden, im ausgebildeten Zustande aber solide, mit Kalk incrustirte Verdickungen bilden (Fig. 193 *E*).

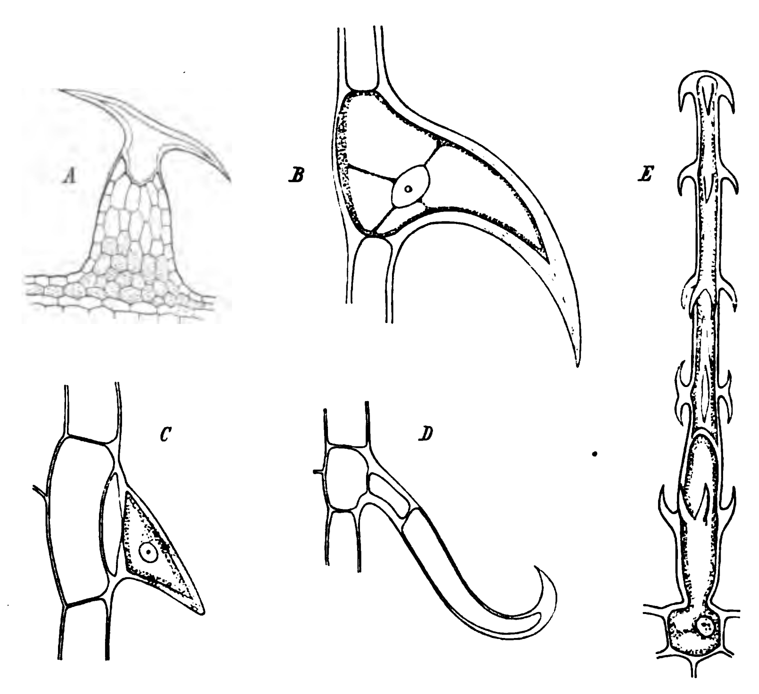


Fig. 193. Kletterhaare, *A* von Humulus Lupulus, *B* von Galium Aparine, *C* von Apios tuberosa, *D* von Phaseolus multiflorus, *E* von Loasa hispida; in letzterem hat sich die kernhaltige untere Hälfte des Protoplasten eingekapselt.

Hieran schliessen sich die merkwürdigen, von G. Karsten[1]) entdeckten Ankerhaare der Keimpflanzen eines Mangrovebaumes, Avicennia officinalis, die die Verankerung des zu Boden gesunkenen Keimlings bewerkstelligen. Die Haare treten in überaus grosser Anzahl am hypocotylen Stengelgliede auf und bestehen aus einer Reihe gestreckter Zellen, deren Aussenwände gegen die Haarspitze zu immer dicker werden. Die Endzelle ist hakenförmig umgebogen und mit einer scharfen Spitze versehen (Fig. 194). Zufolge der Dünnwandigkeit der unteren Haarzellen flottirt der Anker frei im Wasser wie der Schiffsanker am Tau, wodurch die schliessliche Verankerung ganz wesentlich begünstigt wird.

Eine ganz ähnliche Verankerungs-Einrichtung hat Fritz Müller[2]) an den Samen einer fast ausschliesslich auf den äussersten dünnen Zweigen der Bäume



Fig. 194. Ankerhaare der Keimpflanze von Avicennia officinalis.

lebenden epiphytischen Bromeliacee, Catopsis nutans, beobachtet. Jedes Haar des als Flugapparat dienenden seidenartigen Haarschopfes des Samens ist nämlich an seinem Ende scharf hakenförmig umgebogen; der Haken ist spitz und dickwandig. So gelingt es diesen Samen, sich an den meist glatten dünnen Zweigen zu befestigen. Auch bei einer epiphytischen Orchidee, Phygmatidium, fand Fr. Müller die beiden Enden der walzenförmigen kleinen Samen mehr oder minder reichlich mit vorragenden Widerhaken ausgerüstet.

Bei einer zweiten Kategorie von Haftorganen wird die Befestigung auf andere Weise, nämlich durch Verklebung oder »Verwachsung« erzielt. Hierher gehören die Haftscheiben oder Haftballen der Ranken verschiedener Ampelopsis-Arten und Bignoniaceen. Bei den ersteren sind die Anlagen zu diesen Befestigungsorganen schon in der noch ungereizten Rankenspitze vorhanden. Auf einen Berührungsreiz hin tritt nun zunächst eine reichliche Schleimabsonderung ein. Die Aussenwände der Epidermiszellen verschleimen bis auf die Cuticula und die innerste Membranlamelle. Nach Lengerken[3]) soll auch im Zelllumen Schleim gebildet und nach aussen abgeschieden werden. Der nach Zerreissung der Cuticula austretende Schleim verklebt die Haftscheibe mit dem Substrate. Ausserdem hat aber der Berührungsreiz auch eine ausgiebige Wucherung der Epidermis zur Folge, welche mit haarartigen und zottenförmigen Fortsätzen in alle Spalten und Ritzen des Substrats hineinwächst, dieselben ausfüllt und so ein überaus inniges Festhaften ermöglicht. Auch manche Schmarotzerpflanzen befestigen sich zunächst auf ähnliche Weise am Wirthe, bevor sie ihre Haustorien treiben.

Die Befestigung zahlreicher Samen und Früchte am Boden erfolgt durch Schleimzellschichten, auf deren gleichzeitige Bedeutung als wasserspeichernde Gewebe schon im VIII. Abschnitt (S. 353) aufmerksam gemacht worden ist. In Fällen vollkommener Anpassung ist die Samenschale mit Schleimhaaren versehen, wie z. B. bei den Ruellia-Arten. Bei R. strepens sind die Wände in der Weise differenzirt, dass die quellungsfähigen Schichten unter einer dünnen Cuticularschicht liegen, welche mit zahlreichen nach innen vorspringenden ringfaserförmigen Verdickungen versehen ist. Bei der Quellung richten sich die der Samenschale angepressten Haare unter mancherlei Windungen steil auf, sie strecken sich um ein beträchtliches und die quellenden Verdickungsschichten bringen bald die Lumina zum fast gänzlichen Verschwinden. Natürlich wird dabei die cuticulare Scheide der Quere nach in einzelne Stücke zerrissen, welche mit ihren Verdickungsringen gleich festen Hülsen die verschleimten Schichten zusammenhalten. Am merkwürdigsten sind aber die zuerst von Kiärksou beobachteten, von Köhne, Klebs und Correns[4]) eingehender untersuchten Schleimhaare an den Samenschalen verschiedener Lythraceen. Man hat es hier nämlich gar nicht mit Haaren im morphologisch-entwickelungsgeschichtlichen Sinne zu thun. Bei Cuphea viscosissima besitzt jede Epidermiszelle der trockenen Samenschale an ihrer vorgewölbten Aussenwand eine vielfach gewundene, fadenförmige Membranverdickung, die nach innen vorspringt und das Zelllumen fast vollständig ausfüllt. Dieser gewundene Faden ist mit spiraligen Einfaltungen versehen, deren Windungen sehr niedrig sind. Bei Wasserzutritt wird das über der Ansatzstelle des Fadens befindliche runde Membranstück der Aussenwand wie ein Deckel einseitig abgehoben und der Faden beginnt sich auszustülpen. So

kommt ein Haar zu Stande, dessen Wand von der umgestülpten Aussenlamelle des Fadens gebildet wird, die cutinisirt ist, während die quellbare Füllmasse des Fadens nunmehr den Schleimüberzug des Haares bildet. Bei der Ausstülpung des Fadens werden seine spiraligen Falten mehr oder minder ausgeglichen,

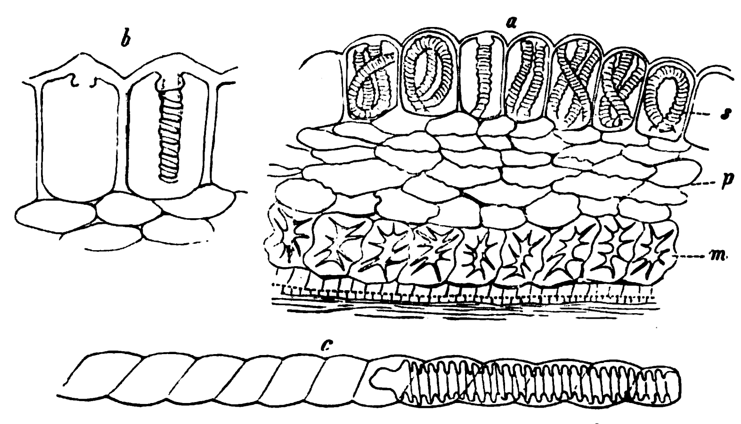


Fig. 195. Schleimhaare der Samenschale von Cuphea petiolata, *a* Querschnitt durch die Samenschale. *s* Epidermis, *p* Parenchym, *m* Hartschicht; *b* zwei Epidermiszellen stärker vergrössert, *c* Stück eines ausgestülpten Haares. Nach Klebs.

die Windungen stark auseinandergezogen. Die Triebkraft, welche zur Ausstülpung des Fadens nothwendig ist, wird, wie Correns gezeigt hat, durch Quellung einer im Lumen der Zelle vorhandenen Substanz gewonnen, die nach vollendeter Ausstülpung sogar eine gewisse Turgescenz des Haares zu bewirken vermag.

III. Die Bewegungsgewebe.

Bei den Thallophyten sind active Ortsbewegungen, die der Organismus zeitlebens oder in gewissen Entwickelungsstadien auszuführen vermag, bekanntlich nicht selten. Die Art dieser Ortsbewegungen ist eine verschiedene und dementsprechend sind auch die Bewegungsorgane, sofern solche überhaupt differenzirt sind, von verschiedener Ausbildung. Die amöboiden Kriechbewegungen der Myxomycetenplasmodien, die Gleitbewegungen der Diatomaceen, Desmidiaceen und Oscillarien, die durch schwingende Cilien vermittelten Schwimmbewegungen der Bakterien, Volvocaceen und Schwärmsporen sind die Haupttypen dieser activen Ortsbewegungen. Bei den höher entwickelten Pflanzen dagegen sind blos passive Ortsbewegungen möglich, die sich überdies fast ausschliesslich auf die Verbreitung von Samen und Früchten beschränken. Auch diese Bewegungen werden häufig durch eigene Organe vermittelt, welche so eingerichtet sind, dass durch äussere Triebkräfte, die auf sie einwirken, die Ortsbewegung erzielt wird. Hierher gehören vor Allem die verschiedenen Flugapparate der Samen und Früchte. Doch auch durch plötzliche Ausgleichung von hygroskopischen oder Turgor-Spannungen wird häufig ein Fortschleudern von Samen (und Sporen) bewirkt. Die hygroskopischen Bewegungen an Repro-

ductionsorganen stehen überhaupt ganz allgemein mit der Samen- und Sporenverbreitung im Zusammenhange.

Sehr mannigfach sind ferner die Bewegungen, welche verschiedene Pflanzenorgane ausführen, nicht um eine Ortsbewegung der ganzen Pflanze, resp. ihrer Samen oder Sporen zu bewirken oder zu ermöglichen, sondern blos um eine zweckmässige Stellung, resp. Stellungsänderung des betreffenden Organs herbeizuführen. Zuweilen beruhen auch diese Bewegungen auf dem verschiedenen Quellungsvermögen todter Zellwände, wie z. B. die Einrollung der Laubblattspreiten verschiedener Steppengräser oder der Zweige von Anastatica hierochuntica. In den meisten Fällen sind sie aber Lebensäusserungen der betreffenden Pflanzentheile, d. h. ihre Ausführung wird durch Kräfte bewirkt, deren Erzeugung mit dem Kraft- und Stoffwechsel der lebenden Protoplasten verknüpft ist. Aeussere Einflüsse haben dabei blos die Bedeutung von auslösenden Reizen, und sind dabei häufig für die Bewegungsrichtung maassgebend.

In zahlreichen Fällen sind zur Ausführung dieser activen Bewegungen der Organe keine eigenen Bewegungsorgane oder -gewebe ausgebildet. So werden die heliotropischen und geotropischen Reizbewegungen gewöhnlich von jenen Organtheilen ausgeführt, die noch im Längenwachsthum begriffen sind und deren Gewebe im ausgewachsenen Zustande anderen Functionen dienen. Sehr häufig sind aber eigene Bewegungsorgane vorhanden, zumal an Blättern, die dann gewöhnlich befähigt sind, die betreffenden Bewegungen zu wiederholten Malen auszuführen. Es sind dies die sog. Gelenkpolster der Blattstiele, Blattscheiden oder Fiederblätter. Natürlich sind am Aufbau dieser Bewegungsorgane ausser dem eigentlichen Bewegungsgewebe auch noch andere Gewebesysteme betheiligt, so das Hautsystem, das Skeletsystem, das Leitungssystem, gleich wie ja auch die Assimilationsorgane nicht ausschliesslich aus Assimilationsgewebe bestehen.

Unter den Bewegungsgeweben im weitesten Sinne des Wortes verstehen wir hier alle diejenigen Gewebe und anderen anatomischen Einrichtungen, deren Hauptfunction die Vermittelung von passiven oder activen Bewegungen ist. Wir haben sonach passive und active Bewegungsgewebe zu unterscheiden. Die ersteren charakterisiren sich dadurch, dass die bewegenden Kräfte äussere Kräfte sind, während bei letzteren die bewegenden Kräfte in dem Gewebe selbst ihren Sitz haben. Die Flughaare und Fluggewebe gehören demnach zu den passiven Bewegungsgeweben, die »fibrösen Zellschichten« der Antheren, die turgescirenden Parenchymschichten der Gelenkpolster zu den activen. Letztere zerfallen wieder in zwei Gruppen. Die eine Gruppe umfasst die todten Bewegungsgewebe, deren Function auf rein physikalischen Vorgängen beruht, nämlich auf dem verschiedenen Imbibitions- und Quellungsvermögen der todten Zellwände. Man kann sie demnach auch als hygroskopische Bewegungsgewebe bezeichnen. Zur zweiten Gruppe gehören die lebenden Bewegungsgewebe, deren Function ein physiologischer Vorgang, eine Lebensäusserung ihrer Protoplasten ist.

A. Die passiven Bewegungsgewebe.

1. Die Flughaare und Fluggewebe.

Als Flugapparate der Samen und Früchte fungiren bekanntlich sehr häufig lufthaltige Haargebilde, die entweder den ganzen Samen einhüllen, wie bei Gossypium, oder blos einen Schopf oder Fallschirm bilden, wie bei Salix, Populus, Epilobium, Asclepias u. a. Auch die Haare und Borsten des Pappus so vieler Compositenfrüchte gehören hierher. Während die Anzahl der einzelnen Haare des ganzen Flugapparates gewöhnlich eine sehr grosse ist, sind die überaus kleinen und leichten Samen der Aeschynanthus-Arten blos mit drei Flughaaren ausgerüstet.

Das einzelne Flughaar ist gewöhnlich einzellig und erreicht oft eine sehr beträchtliche Länge; so werden z. B. die Haare der Baumwollsamen 2—6 cm lang. Die vielzelligen Pappus-Borsten der Compositen sind häufig in verschiedener Weise »federig« behaart. Bei Centaurea calocephala legen sich die an den beiden Rändern der Borste zu je einer Längsreihe angeordneten Haare seitlich so dicht aneinander, dass sie wenigstens in der unteren Hälfte der Borste eine continuirliche Fläche herstellen, wodurch die Oberfläche der Borste mehr als doppelt so gross wird (Fig. 196).



Fig. 196. Rand einer Pappusborste von Centaurea calocephala.

Ihrer Aufgabe entsprechend sind die Flughaare zwar leicht, aber fest gebaut; sie besitzen nur schwach oder mässig stark verdickte Zellwände, die sich jedoch durch eine sehr bedeutende Festigkeit auszeichnen. Vor Allem sind hier die Baumwollhaare zu nennen, deren Festigkeit ich in folgender Weise zu bestimmen versuchte: Ein einzelnes 2—3 cm langes Haar wurde mit seinen Enden auf zwei zungenförmige Papierstückchen festgeklebt, das eine derselben fixirt, und an das andere eine kleine Papierdüte gehängt, in welche man nun sehr vorsichtig und langsam feinen Sand fliessen liess; so konnte das Zerreissgewicht eines einzelnen Haares bis auf 0,01 g genau bestimmt werden. Auf Grund sorgfältiger Messungen wurde dann die wirksame Querschnittsfläche des Haares berechnet und schliesslich die Umrechnung auf den qmm vorgenommen. Auf diese Weise ergab sich für die Baumwollhaare ein Festigkeitsmodul von 18—22 kg, so dass diese Zellen an Festigkeit den besseren Bastsorten nichts nachgeben. So riss z. B. ein 2 cm langes Haar bei einer Belastung von 4,37 g. Die Breite des Haares zunächst der Rissstelle betrug 0,0257 mm, die Wanddicke 0,006 mm; die wirksame Querschnittsfläche berechnete sich auf 0,00023 qmm, wonach das Zerreissgewicht in diesem Falle pro qmm genau 19 kg beträgt.— Bei manchen Pflanzen (Dryas octopetala und Drummondi, Anemone Pulsatilla, Compositen) besitzen die Flughaare die Fähigkeit, sich nach erfolgter Benetzung an ihrer Basis so zu krümmen, dass sie sich dicht an die Frucht, resp. den Griffel oder den Pappus-

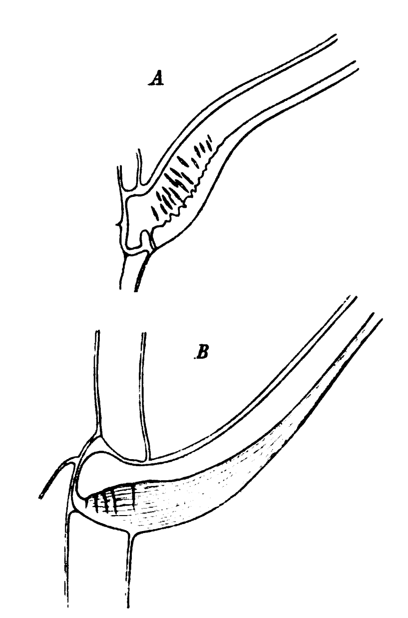


Fig. 197. *A* Basale Partie eines Flughaares von Dryas Drummondi, *B* desgleichen von Anemone Pulsatilla.

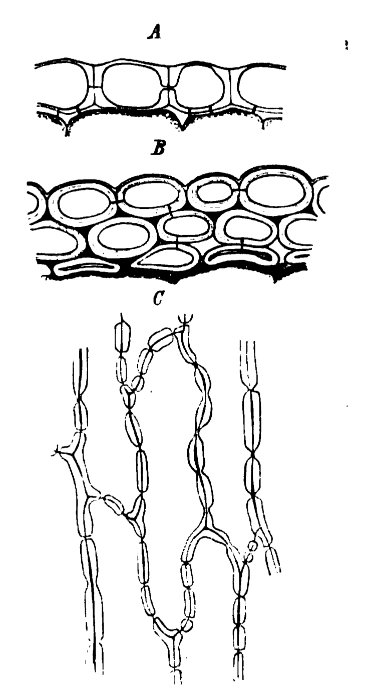


Fig. 198. Fluggewebe des Samenflügels von Cedrus Libani; *A* Querschnitt durch den dünneren, *B* durch den dickeren Theil des Flügels, *C* Oberflächenansicht des dünneren Flügeltheiles.

strahl anlegen, während sie im trockenen Zustande gespreizt abstehen. Diese Flughaare sind an ihrer Basis ungleich stark verdickt (Fig. 197). Die gegen die Griffelbasis gekehrte, untere Wandpartie ist mit einer sehr starken, polsterförmigen Verdickung versehen, die bei Dryas von mehr oder minder tief reichenden, querspaltenförmigen Tüpfeln durchsetzt wird. Bei Benetzung schwillt dieses Membranpolster an und drückt so das Haar an den Griffel.

Die Fluggewebe der flügelartigen Flugvorrichtungen sind im Allgemeinen gleichfalls so gebaut, dass bei möglichst geringem Gewicht eine genügende Biegungs- und Schubfestigkeit erzielt wird.

In den einfacheren Fällen besteht der Flügel blos aus Fluggewebe, das eine oder mehrere Zellschichten dick ist. Bei den geflügelten Samen der Abietineen stellt das Fluggewebe keinen Auswuchs der Samenschale vor, sondern wird von der sich ablösenden Epidermis und theilweise auch den subepidermalen Zellschichten der Fruchtschuppe gebildet. Bei Cedrus Libani z. B. besteht der dünnere Theil des Flügels blos aus einer Zelllage, der abgelösten Epidermis der Fruchtschuppe, deren gestreckte Zellen ziemlich stark verdickte Seitenwände mit zahlreichen Tüpfeln besitzen (Fig. 198 *A*). So wird ein festes Gitterwerk hergestellt, dessen Maschen von den die Flughaut bildenden dünnen Aussen- und Innenwänden überspannt werden. Auf der Unterseite des Flügels sind noch Wandreste der zerrissenen subepidermalen Zellen vorhanden. Der dickere Theil des Flügels besteht aus 3—4 Zellschichten (inclusive der Epidermis). Die im Querschnitt ovalen Zellen besitzen ringsum gleichmässig verdickte, den Reactionen zufolge verholzte Zellwände; die untersten Zellen sind meist stark zusammengedrückt (Fig. 198 *B*).

Der durchsichtige dünne Flügel des Samens von Spathodea campanulata besteht durchgehends blos aus einschichtigem Fluggewebe. Die Seitenwände der prosenchymatischen, radial angeordneten Zellen sind sehr stark verdickt, und zwar so, dass ihr Querschnitt fast kreisrund erscheint. Zwischen diesen das feste Gerüste des Flügels bildenden Stäben stellen die zarten Aussenwände die Flughaut her. Dieselben sind beiderseits so stark eingesunken, dass sie sich in der Mitte berühren (Fig. 199 *A*). Nach Behandlung mit Kalilauge weichen sie auseinander (Fig. 199 *B*). In der Oberflächenansicht lassen sie eine zarte schräge Streifung erkennen, die durch zarte Verdickungsfasern bedingt wird. Nach Behandlung mit Chlorzinkjodlösung färben sich Aussen- und Seitenwände grauviolett.

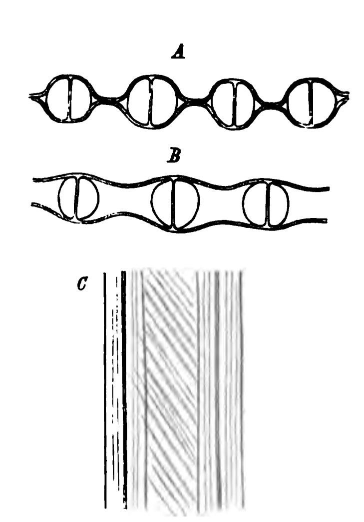


Fig. 199. Fluggewebe des Samenflügels von Spathodea campanulata, *A* Querschnitt durch den Flügel, *B* desgl. nach Behandlung mit Kalilauge, *C* Theil einer Zelle des Flügels in der Oberflächenansicht.

Sehr interessant sind auch die blos aus Fluggewebe bestehenden grossen, atlasglänzenden Flügel der Samen von Zanonia macrocarpa gebaut. Die überaus zarten Randpartien der Flügel bestehen aus ganz dünnwandigen gestreckten Zellen. Auf einem Querschnitt durch die dickere Flügelpartie sieht man, dass die beiderseitigen Epidermen, welche die Flughaut bilden, durch locker gestellte, einschichtige Gewebelamellen mit einander verbunden sind, die übrigens auch untereinander Querverbindungen zeigen (Fig. 200). Die Längsschnittsansicht lehrt, dass diese aussteifenden Lamellen aus plattenförmigen Zellen bestehen; diejenigen, welche der Flughaut aufsitzen, sind fussförmig verbreitert. Ihre Wände sind meistens stark verdickt. Dasselbe gilt von den beiderseitigen Epidermis-, beziehungs-

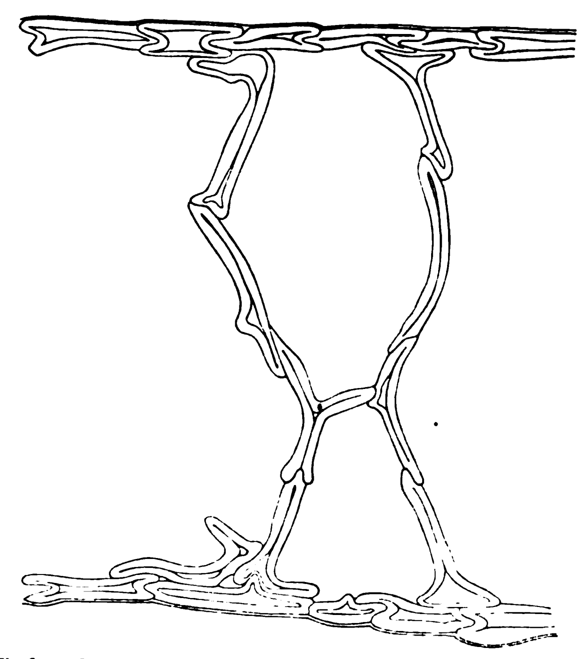


Fig. 200. Querschnitt durch den dickeren Theil des Samenflügels von Zanonia macrocarpa.

weise Flughautzellen, deren seitlicher Zusammenhang dadurch zu einem sehr festen wird, dass sie durch starke Verbiegung der Seitenwände miteinander verkeilt sind. Auch die Zellen der Aussteifungsplatten zeigen häufig diese Verbindungsweise.

Die an Früchten auftretenden Flügel besitzen insofern einen complicirteren Bau, als sie sehr häufig nicht blos aus Fluggewebe bestehen, sondern überdies von Gefässbündeln (Ulmus) und oft von starken mechanischen Strängen durchzogen werden (Acer). Wenn die Flügel in morphologischer Hinsicht Blätter sind, die in ihrer Jugend zumeist auch als Assimilationsorgane fungiren — sei es auch nur in bescheidenem Maassstabe — so kommen in ihrem Bau natürlich beiderlei Functionen zum Ausdruck. Eingehendere anatomische Untersuchungen über solche Flugorgane — wie über die Flugvorrichtungen überhaupt — wären gewiss eine sehr dankbare Aufgabe.

2. Die Schwimmgewebe.

Die Samen und Früchte der Wasserpflanzen und Strandgewächse werden hauptsächlich durch Wasserströmungen verbreitet. Die nothwendigste Voraussetzung dazu ist eine langandauernde Schwimmfähigkeit, welche in Fällen vollkommenerer Anpassung durch Ausbildung eines luftführenden Schwimmgewebes erreicht wird. Nach den Untersuchungen A. F. W. Schimper's [5]) lassen sich in Bezug auf Bau und Anordnung des der Frucht- oder Samenschale angehörigen Schwimmgewebes verschiedene Typen unterscheiden. In einer Reihe von Fällen (Cerbera Odollam, Laguncularia racemosa, Nipa fruticans, Aegiceras majus) ist das Schwimmgewebe von schwammparenchymartiger Beschaffenheit, mit grossen lufthaltigen Intercellularräumen versehen. Viel häufiger aber besitzt das Schwimmgewebe nur winzige oder gar keine Intercellularräume; die Luft erfüllt die Zelllumina. Die dünnwandigen, oft sehr dicht getüpfelten Zellwände bestehen nicht aus reiner Cellulose; in vielen Fällen sind sie verholzt, und in einigen Fällen mit nicht näher bestimmbaren Stoffen imprägnirt. Wichtig für ihre Function ist, dass solche Schwimmgewebe für Wasser schwer, für Luft sehr leicht permeabel sind, und dass sie demnach ihren Luftgehalt auch im Wasser mit grosser Zähigkeit lange bewahren; Bruchstücke des Schwimmgewebes von Barringtonia speciosa und Cynometra cauliflora schwammen noch nach 22 Wochen auf 3 %iger Kochsalzlösung, ohne zu sinken. Bei zahlreichen Strandpflanzen ist das Schwimmgewebe peripher gelagert (Cocos nucifera, Barringtonia Katappa, Lumnitzera, Carapa u. a.). Bei dieser Anordnung wird es häufig durch zahlreiche mechanische Stränge, die es durchziehen, vor dem Abgeriebenwerden geschützt (Cocos nucifera, Cerbera Odollam, Lumnitzera). Bei anderen Pflanzen wird dieser mechanische Schutz dadurch erzielt, dass sich das Schwimmgewebe innerhalb einer harten Stein- oder Samenschale befindet (Calophyllum inophyllum, Ximenia americana, Cycas circinalis, Excoecaria Agallocha).

Wie Kolpin Ravn gezeigt hat, sind auch die Samen unserer einheimischen Sumpf- und Wasserpflanzen häufig mit ganz ähnlich gebauten Schwimmgeweben ausgerüstet.



B. Die activen Bewegungsgewebe.

1. Die hygroskopischen Bewegungsgewebe[6]).

Die Volumveränderungen, welche todte Zellmembranen bei der Aufnahme und Abgabe von Wasser, bei Quellung und Austrocknung erfahren, können unter geeigneten Umständen sehr ausgiebige Bewegungen zur Folge haben. Wo solche Bewegungen erzielt werden sollen, handelt es sich stets um einfache Krümmungs- oder um Torsionsbewegungen. Eine nothwendige Voraussetzung für derartige Bewegungen besteht in der Ausbildung antagonistisch wirkender Seiten des Bewegungsapparates, mag derselbe blos eine einzelne Zelle oder ein ganzes Gewebe vorstellen. Wenn eine gestreckte, cylindrische Zelle ringsum in gleicher Weise quellungsfähige Wandungen aufweist, so wird bei Wasseraufnahme oder -abgabe blos eine Verlängerung resp. Verkürzung der Zelle eintreten können. Eine Krümmung kann nur dann erfolgen, wenn das Quellungsvermögen zweier einander gegenüberliegender Längsstreifen der Membran ein ungleich grosses ist, und zwar in dem Sinne ungleich, dass bei eintretender Quellung der eine Längsstreifen länger wird als der andere. Dasselbe gilt mutatis mutandis für einen ganzen Gewebecylinder. Das Ausmaass der Krümmung ist dabei, wie leicht einzusehen, lediglich von der Differenz des Quellungsvermögens der antagonistischen Seiten abhängig. Ob die Zellwände dick oder dünn sind, ist dabei gleichgiltig. Die Energie, mit der sich die Krümmungsbewegung vollzieht, ist aber um so grösser, je voluminöser die quellenden oder sich contrahirenden Wandungen sind. Da nun bei allen derartigen Bewegungen stets grössere oder geringere Widerstände zu überwinden sind, so werden die Wandungen der betreffenden Zellen sehr häufig mehr oder minder verdickt.

Die Dimensionsänderung der Membran bei Aenderung ihres Wassergehaltes ist nicht blos von dem Quantum des aufgenommenen oder abgegebenen Wassers abhängig, sondern auch von der molekularen, resp. micellaren Structur der Zellwand selbst, zufolge welcher das Maass der Wassereinlagerung beim Quellen nach den verschiedenen Richtungen des Raumes ein ungleich grosses ist. Diese für das Verständniss der hygroskopischen Bewegungen sehr wichtige Thatsache ist zuerst von Zimmermann festgestellt worden. Es handelt sich dabei in erster Linie um Unterschiede in den tangentialen Quellungsintensitäten. Die Membranen einer spindelförmigen Zelle können sich beim Austrocknen entweder in der Querrichtung, oder in der Längsrichtung stärker contrahiren, beziehungsweise beim Quellen ausdehnen. Im ersteren Falle wird die Wassereinlagerung leichter in der Querrichtung, im letzteren Falle leichter in der Längsrichtung erfolgen. Will man diese verschiedene Quellungsintensität mit der molekularen Structur der Zellmembran in Zusammenhang bringen, so wird man annehmen müssen, dass die Molekülgruppen oder Micellen der Membran in den verschiedenen tangentialen Richtungen ungleich fest miteinander verbunden sind. Wenn sie zusammenhängende Längsreihen bilden, so wird die Wassereinlagerung zwischen den einzelnen Längsreihen, also in der Querrichtung leichter erfolgen, als zwischen den einzelnen Micellen der Längsreihen selbst. Wenn die Micellen dagegen zu Querreihen miteinander verbunden sind,



so wird die Wassereinlagerung leichter zwischen den Querreihen, mithin in der Längsrichtung, von statten gehen. Es ist dies leicht einzusehen, wenn man bedenkt, dass die einzelnen Micellarreihen untereinander lange nicht so fest verbunden sein können, als wie die einzelnen Micellen dieser fibrillenartigen Reihen mit einander zusammenhängen, und dass demnach der Einlagerung von Wasser zwischen die einzelnen Micellarreihen, d. i. senkrecht zum Verlauf derselben, ein geringerer Widerstand entgegengesetzt wird, als beim Auseinanderdrängen der einzelnen Micellen in ein und derselben Reihe.

Der Verlauf der Micellarreihen kann aber aus der Richtung der spaltenförmigen Tüpfel oder der faserigen Verdickungsleisten erschlossen werden, mit welcher derselbe erfahrungsgemäss stets zusammenfällt. Wenn man also an einer gestreckten Zelle longitudinal gerichtete oder in steilen Schrägzeilen angeordnete spaltenförmige Tüpfel beobachtet, so wird man daraus schliessen dürfen, dass die Quellungsintensität in der Querrichtung grösser ist. Wenn dagegen die Tüpfel quer oder nahezu quer zur Längsachse gerichtet sind, so ist die Quellungsintensität in der Längsrichtung grösser. In beiden Fällen kann die Ausdehnung beim Quellen, resp. die Contractionsgrösse nach Eichholz 5—20 % betragen.

Bei der Herstellung hygroskopischer Krümmungsmechanismen findet nun diese Verschiedenheit der Quellungsintensitäten eine sehr mannigfache Anwendung. Die beiden antagonistischen Seiten des betreffenden Bewegungsapparates werden mit Zellwänden ausgestattet, deren Quellungsintensitäten und Molekularstructur den eben besprochenen Unterschied zeigen.

Bau und Form der hygroskopischen Bewegungszellen sind sehr verschiedenartig. Die prosenchymatischen dickwandigen Formen sind durch mancherlei Uebergänge mit den specifisch mechanischen Fasern, den echten Bastzellen verbunden, welche zuweilen neben ihrer Hauptfunction als festigende Elementarorgane auch als Vermittler von Bewegungserscheinungen dienen. So bewirken sie nach Tschirch in Folge ihrer verschiedenen Quellbarkeit das Einrollen oder Zusammenklappen der Blattspreiten verschiedener Steppengräser. Man kann sie in diesem Falle mit Eichholz als »dynamo-statische Elemente« bezeichnen. Für jene prosenchymatischen, dickwandigen Zellen, welche sich bei Wasserverlust in der Längsrichtung sehr stark verkürzen und deren Moleküle oder Micellen zu quer gestellten Ringen oder sehr niedrigen Schraubenlinien angeordnet sind, hat Eichholz den Namen »specifisch-dynamische« Zellen vorgeschlagen. — Auch parenchymatische, isodiametrische oder stabförmige Zellformen sind häufig, wobei die Zellwände dünn bis sehr stark verdickt sein können. Locale Membranverdickungen verschiedener Art, die für die Mechanik der betreffenden Bewegungen bedeutungsvoll sind, kommen in den Antherenwänden, bei Farnsporangien, sowie bei Laub- und Lebermooskapseln vor. Die Zellwände sind gewöhnlich verholzt, doch steht diese Erscheinung mit den hier in Betracht kommenden physikalischen Eigenschaften der Membranen in keinem nachweisbaren Zusammenhang.

Nach diesen allgemeinen Auseinandersetzungen, die auf den ausführlichen Untersuchungen von Zimmermann, Schwendener, Eichholz und besonders auch Steinbrinck beruhen, soll nun eine Reihe von Beispielen besprochen werden.

Die Involucralblätter der Blüthenköpfchen von Centaurea-Arten und anderer Compositen krümmen sich nach der Fruchtreife bei nassem Wetter nach einwärts, bei trockenem auswärts und bewirken so, dass die mit Flugapparaten versehenen Früchte nur bei trockenem Wetter verbreitet werden können. Nach Steinbrinck ist nun der Bau des dickwandigen Bewegungsgewebes eines Involucralblattes von Centaurea der folgende. Unter der Aussenseite, beim Austrocknen der Concavseite, findet man prosenchymatische Zellen mit quergestellten Poren; dies deutet nach dem oben Mitgetheilten an, dass die Quellungsintensität in der Längsrichtung grösser ist, als in der Querrichtung; beim Austrocknen findet also in dieser Zone eine starke Contraction in der Längsrichtung statt. Dann folgt als zweite Zone eine Parenchymschicht mit weniger quellbaren, aber noch immer quergetüpfelten Wänden. Die dritte Zone weist gleichfalls Parenchym mit mässig schiefen Tüpfeln auf und als antagonistisches Gewebe der ersten Zone tritt unter der Innenseite des Blattes, beim Austrocknen der Convexseite, wieder Prosenchymgewebe mit steil-schief oder längsgetüpfelten Wänden auf. In der ersten und letzten Zone kreuzen sich also die längsten Quellungs- resp. Schrumpfungsachsen, und da sich beim Austrocknen die erste Zone am stärksten, die letzte am wenigsten in der Längsrichtung contrahirt, so tritt die entsprechende Krümmungsbewegung ein.

Ganz ähnlich sind die gleichfalls Längskrümmung zeigenden Klappen der Campanula-Kapsel construirt. Die äusserste Zone besteht aus quergetüpfelten Parenchymzellen, die mittlere Zone aus etwas längeren Zellen mit flach-schief angeordneten Tüpfeln, die dritte, innerste Zone aus Parenchymzellen mit steil-schief oder längsgetüpfelten Wänden.

In den beiden soeben geschilderten Fällen sind die Zellen sämmtlicher Zonen oder Schichten des Organs senkrecht zur Krümmungsachse, in der Längsrichtung des Organs gestreckt. Der Antagonismus der beiden Seiten wird also nicht durch verschiedene Lagerung der die Krümmung bewirkenden Zellen, sondern lediglich durch entsprechende Unterschiede im micellaren Bau der Zellwände erzielt. Die Schrumpfungsachsen der Zellwände sind auf den beiden antagonistischen Seiten gekreuzt. Nun leuchtet ein, dass derselbe Effect auch auf andere Weise, nämlich durch Kreuzung von Zellenzügen erreicht werden kann, deren Wände den gleichen micellaren Bau besitzen. Wenn z. B. in einem Längskrümmung zeigenden Organe die Zellen auf der Concavseite quergestreckt, auf der Convexseite dagegen längsgestreckt sind, wenn ferner auf beiden Seiten die Querschrumpfung der Zellwände ihre Längsschrumpfung übertrifft, die Zellwände also durchgehends steil-schief oder longitudinal verlaufende Micellarreihen, resp. Tüpfel besitzen, so wird beim Austrocknen eine Krümmung des Organs nach jener Seite eintreten müssen, auf welcher sich die quergestreckten Zellen befinden. Damit dieselben aber den Widerstand der längsgestreckten Zellen überwinden, müssen sie entweder eine dickere Schichte bilden oder stärker quellungsfähig sein. — Dieses bereits von G. Kraus und Hildebrand beobachtete Princip der meist rechtwinkeligen Kreuzung antagonistischer Zellenzüge, das zu einer »gewebeartigen Structur« der betreffenden Organe führt, ist zuerst von Steinbrinck als das »dynamische Bauprincip« zahlreicher Trockenfrüchte erkannt worden, welche durch Aufspringen ihre Samen ausstreuen. Hierher gehören z. B. die Kapseln und

Hülsen der Liliaceen, Rutaceen, Rhodoreen und Papilionaceen. Die Klappen der meisten Papilionaceen-Hülsen scheinen sich beim Aufspringen schraubig einzurollen. Thatsächlich liegt blos eine einfache Krümmung vor, wobei aber die Krümmungsachse schief zur Längsrichtung der Klappen orientirt ist. Die parallel zur Krümmungsachse gelagerten faserförmigen und dickwandigen Bewegungszellen auf der Innenseite der sich einrollenden Klappen schliessen mit der Fruchtachse einen Winkel von 30—40° ein und bilden eine mehr oder minder dicke Gewebeschicht (Fig. 201 *b*). Das antagonistische Gewebe auf der Aussenseite der Klappen wird von der dickwandigen Epidermis, zuweilen auch noch von einigen subepidermalen Zelllagen gebildet (Fig. 201 e_1). Die Streckungsrichtung seiner Zellen schneidet jene der erstgenannten, eigentlichen Bewegungszellen nahezu rechtwinkelig.

Die hygroskopischen Torsionen der geknieten Grannen mancher Grasfrüchte und der Theilfruchtschwänze der meisten Geraniaceen bewirken, dass sich die mit steifen, nach rückwärts gerichteten Borsten versehenen Früchte allmählich in den Boden einbohren. Die Mechanik dieser Torsionen ist in neuerer Zeit namentlich von Fr. Darwin und A. Zimmermann genauer studirt worden. Von diesen Forschern wurde gefunden, dass die drehende Kraft bei den Grasgrannen in den einzelnen Bastzellen zu suchen sei, aus welchen diese Organe der Haupt-

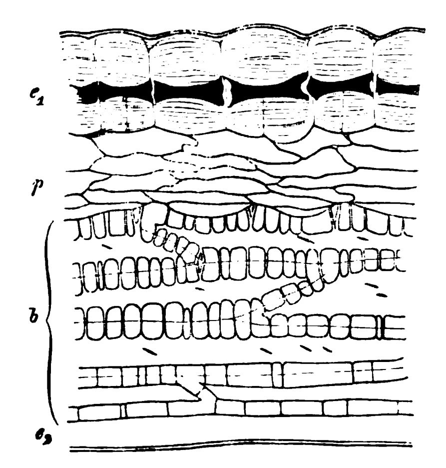


Fig. 201. Parallel zur Krümmungsachse geführter Querschnitt einer Hülsenklappe von Lathyrus latifolius; e_1 äussere Epidermis (Widerstandsgewebe), *p* dünnwandiges Parenchym, *b* dickwandiges Bewegungsgewebe, e_2 innere Epideris.

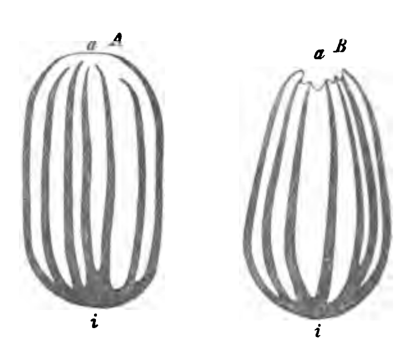


Fig. 202. Isolirte Zellen der Faserschicht in den Antherenwänden von Lilium candidum (halbschematisch), *A* im befeuchteten, *B* im ausgetrockneten Zustande; *a* Aussenwand, *i* Innenwand. (Nach Steinbrinck).

sache nach bestehen. Nach Zimmermann sind dabei lediglich die äusseren Bastzellen betheiligt, deren Micellarreihen, wie auch sonst, linksläufige Spiralen vorstellen, wogegen die inneren Stereiden, welche kein actives Torsionsbestreben besitzen, nur durch ihre starke Contraction beim Austrocknen verstärkend auf die Drehung einwirken. Isolirt man jene nach aussen gelegenen Bastzellen durch Anwendung von Kalilauge, welche zugleich eine starke Quellung der Zellwände bewirkt, so tritt eine unter dem Mikroskope leicht zu beobachtende starke Drehung der Zellen nach rechts ein, während beim Austrocknen eine Linksdrehung erfolgt. Der ganze Torsionsmechanismus beruht also der Hauptsache

nach wieder darauf, dass von den tangentialen Quellungsintensitäten diejenige senkrecht zur Richtung der linksläufigen Micellarreihen die stärkere ist, und die parallel zu dieser Richtung auftretende Quellung die schwächere.

Mit einigen Worten ist schliesslich noch auf den Oeffnungsmechanismus der Antheren einzugehen, mit welchem sich bereits Mohl und Purkinje, in neuerer Zeit Schinz, Schrodt, Leclerc du Sablon und Steinbrinck beschäftigt haben. Jede der zwei Pollensäcke enthaltenden Antherenhälften öffnet sich in der Regel durch einen Längsspalt, worauf die Antherenwand sich beiderseits klappig zurückkrümmt und so den Pollen heraustreten lässt. Bei Benetzung mit Wasser tritt wieder die entgegengesetzte Krümmung ein. Der die Klappen bildende Theil der Antherenwand besitzt unter der beim Oeffnen keine active Rolle spielenden Epidermis eine mit charakteristischen Wandverdickungen versehene Zellschicht, die sog. Faserschicht, die allein das Bewegungsgewebe der Klappen vorstellt. Der Verlauf der faserförmigen Wandverdickungen ist gewöhnlich der, »dass sie über die Radialwände hinweg von aussen nach innen ziehen, sich auf der Innenwand sternförmig durchkreuzen, netzförmig vereinigen, parallel zu einander streichen, oder zu einer continuirlichen Platte verschmelzen, die Aussenwand dagegen freilassen« (Steinbrinck). Die beiden antagonistischen Seiten der Faserschicht, die Aussenwände einerseits, die Innenwände andererseits, sind also mechanisch ungleich ausgerüstet: die letzteren besitzen aussteifende Membranverdickungen, die ersteren nicht. Beim Austrocknen werden also, wenn sich die Radialwände in der Querrichtung contrahiren, die zarten Aussenwände stärker verbogen, als die mit Aussteifungen versehenen Innenwände, und so muss nothwendigerweise eine Auswärtskrümmung der Klappe erfolgen (Fig. 202).

Auf die in manchen Punkten noch unaufgeklärte Oeffnungsmechanik der Mooskapseln und Farnsporangien kann hier nicht näher eingegangen werden.

2. Die lebenden Bewegungsgewebe.

Die Eintheilung der lebenden Bewegungsgewebe lehnt sich am natürlichsten an die in der Pflanzenphysiologie üblichen Eintheilungsweisen der betreffenden Bewegungsarten an. Indem ich in dieser Hinsicht auf die Lehr- und Handbücher der Pflanzenphysiologie verweise, soll hier nur an einigen Beispielen gezeigt werden, dass auch auf diesem bisher nur wenig bearbeiteten Gebiete von der physiologischen Anatomie so manches Problem zu lösen ist. Das Hauptproblem allerdings, die specifische Reizbarkeit der Protoplasten, welche den meisten der hierhergehörigen Bewegungsgewebe eigenthümlich ist, liegt bereits jenseits des anatomischen und histologischen Forschungsgebietes.

Zu den in physiologischer Hinsicht am besten studirten Reizbewegungen der Pflanzen gehören die unter natürlichen Verhältnissen durch Stossreize ausgelösten Bewegungen der Cynareen-Staubfäden und der Gelenkpolster von Mimosa pudica [7]).

Bei Centaurea und anderen Cynareen verkürzen sich die im ungereizten Zustande nach aussen gebogenen fünf Filamente bei einer Berührung um 10—25 %, wobei die Krümmung ausgeglichen und die Antherenröhre herabgezogen wird. Der in letzterer enthaltene Pollen tritt, da er vom Kranz der

Fegehaare am Griffel zurückgehalten wird, oben aus der Antherenröhre hervor und kann nun an dem Insekte, das den Stossreiz auf die Staubfäden ausgeübt hat, hängen bleiben. Dies ist der biologische Zweck der Reizbewegung der Filamente. Wie Pfeffer gezeigt hat, beruht die Contraction des Filamentes darauf, dass die zwischen dem centralen Gefässbündel und der Epidermis befindlichen Parenchymzellen, die das Bewegungsgewebe repräsentiren, in Folge des Stossreizes eine plötzliche Turgorsenkung erfahren. Die durch die Turgorkraft elastisch gedehnten Längswände contrahiren sich nunmehr nach Maassgabe dieser Senkung. Das Filament verkürzt sich. Da sich dabei das Volumen des Staubfadens bedeutend verringert, so muss während der Contraction Zellsaft aus den gereizten Zellen in die zahlreich vorhandenen Intercellularräume austreten. Ob die Turgorsenkung auf einer durch den Reiz veranlassten plötzlichen Senkung der osmotischen Leistungsfähigkeit des Zellinhaltes beruht, oder ob in Folge des Reizes die Durchlässigkeit der Hautschicht des Protoplasten für den Zellsaft und die in ihm gelösten osmotisch wirksamen Stoffe zunimmt, ist noch nicht festgestellt.

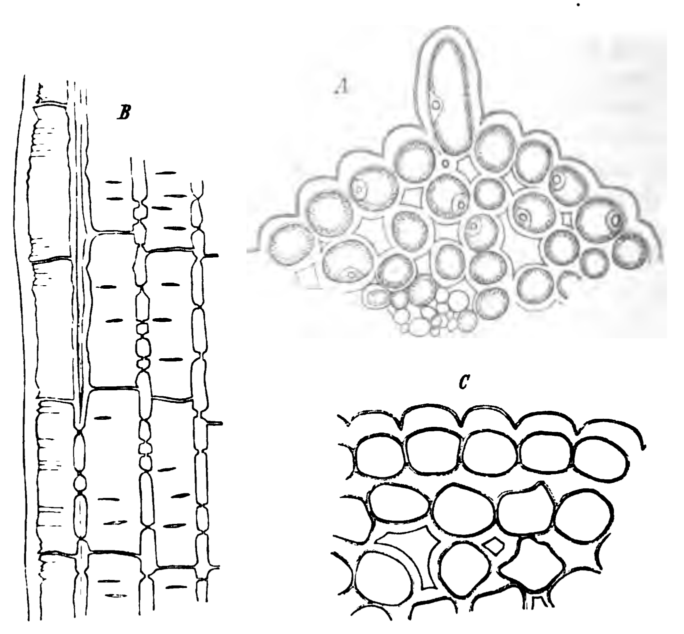


Fig. 203. *A* Theil eines Querschnittes durch ein Filament von Centaurea jacea; zwischen den Zellen des Bewegungsgewebes zahlreiche Intercellularräume, *B* peripherer Theil eines Längsschnittes durch das Filament von C. jacea, *C* Theil eines Querschnittes durch ein Filament von Centaurea montana. (Alkoholmaterial.)

Der Bau des Bewegungsgewebes der Filamente ist bei Centaurea jacea im turgorlosen Zustande der folgende: Zwischen der mit dicken, vorgewölbten Aussenwänden versehenen Epidermis und dem zarten centralen Gefässbündel sieht man auf dem Querschnitte ein ziemlich dickwandiges Parenchymgewebe [8], welches zahlreiche enge und weite Intercellularräume aufweist (Fig. 203 *A*). Auf dem Längsschnitt zeigt sich, dass blos die Längswände der gestreckten Bewegungszellen verdickt und mit zahlreichen querspaltenförmigen Tüpfeln versehen

sind. Man wird daraus folgern dürfen, dass auch die Micellarreihen quer verlaufen, dass also der Dehnungswiderstand der Membranen in darauf senkrechter Richtung, d. i. parallel zur Längsachse des Filamentes, in welcher dasselbe durch die Turgorkraft so stark gedehnt wird, am schwächsten ist. An den Tüpfelschliesshäuten haftet der dicke Plasmabeleg besonders fest, was auf das Vorhandensein von Plasmaverbindungen hinweist, die freilich direct nicht nachweisbar sind. Auch an den an die Intercellularen grenzenden Wandungstheilen treten einzelne seichte Tüpfel mit stark abgeflachten Rändern auf; ob dieselben bei der Ausstossung von Zellsaft in die Intercellularen eine Rolle spielen, ist fraglich. Die zarten Querwände der Bewegungszellen sind glatt und ungetüpfelt. Der Plasmaschlauch löst sich von ihnen mit Leichtigkeit los. Längs- und Querwände zeigen die bekannten Cellulosereactionen. Die Protoplasten sind mächtig entwickelt, die Zellkerne relativ gross und mit auffallend grossen Kernkörperchen versehen.

Die ziemlich starke Verdickung der Längswände des Bewegungsgewebes erfordert behufs ihrer elastischen Dehnung natürlich einen höheren osmotischen Kraftaufwand, einen stärkeren Turgor, als wenn die zu dehnenden Wandungen zart wären. Dafür erfolgt aber dementsprechend die Contraction nach erfolgter Reizung, resp. Turgorsenkung, mit grösserer Energie, so dass Widerstände beim Herabziehen der Antherenröhre leichter überwunden werden. Ein solcher Widerstand ergiebt sich aber aus der Reibung der Innenwand der Antherenröhre an den Pollenmassen, mit denen sie vollgepfropft ist, und die durch den Kranz von Fegehaaren am Griffel verhindert werden, dem Zug der Antherenröhre zu folgen.

Bei Centaurea Cyanus sind die Längswände der Bewegungszellen noch etwas stärker verdickt, als bei C. jacea. Die stärksten Wandverdickungen fand ich bei C. montana, deren Bewegungsgewebe auf dem Querschnitt lebhaft an typisches Collenchym erinnert (Fig. 203 *C*).

Die durch Stoss- und Wundreize ausgelösten Bewegungen der Laubblätter von Mimosa pudica werden von sich krümmenden Gelenkpolstern ausgeführt. Die Fiederblättchen legen sich paarweise nach oben zusammen, die secundären Blattstiele nähern sich, und der primäre Blattstiel erfährt eine plötzliche Senkung. Das Gelenkpolster an der Basis des Stieles besitzt ein centrales Gefässbündel, welches von einem aus 2—3 Zelllagen bestehenden Collenchymring umgeben wird. Dann folgt bis zur Epidermis das mächtige Rindenparenchym des Polsters, welches auf Ober- und Unterseite desselben verschieden gebaut ist und sich auch in physiologischer Hinsicht verschieden verhält. Die Reizbewegung kommt nach den Untersuchungen Brücke's und Pfeffer's dadurch zu Stande, dass das allein reizbare Parenchym der unteren Gelenkhälfte in Folge des Stossreizes eine Turgorsenkung (von mindestens 2—5 Atmosphären) erfährt, wobei aus den Zellen in die vorher luftführenden Intercellularräume Wasser austritt. Die Abwärtskrümmung des Gelenkes beruht nun zum Theile auf einer Contraction der Zellwände des reizbaren Parenchyms, dessen Turgor gesunken ist. Die hierdurch eingeleitete Krümmung wird aber wesentlich durch das Ausdehnungsbestreben der oberen, nicht reizbaren Gelenkhälfte verstärkt, die vor der Reizung stark positiv gespannt, d. h. zusammengedrückt war, und auch das Gewicht des sich senkenden Blattes verstärkt die Krümmung des Polsters, die

Compression der erschlafften unteren Polsterhälfte. So ist die Reizbewegung im Wesentlichen das Ergebniss des Zusammenwirkens zweier antagonistischer Gewebecomplexe.

Das reizbare Parenchym der unteren Gelenkhälfte besteht aus isodiametrischen, zur Kugelform neigenden Zellen, die zahlreiche Intercellularräume zwischen sich frei lassen. Letztere sind in den inneren Parenchymschichten weiter als in den äusseren. Die Zellwände sind zart, unverdickt und mit Tüpfeln versehen, deren Schliesshäute nach Gardiner von sehr feinen Plasmafäden durchsetzt werden. Im Zellinhalt fällt ausser dem Plasmaschlauche, dem Zellkern und einigen Chlorophyllkörnern ein grosser kugeliger Gerbstoffballen auf. — Das Parenchym der oberen Gelenkhälfte unterscheidet sich von dem der unteren im Wesentlichen nur durch seine ziemlich stark verdickten Zellwände. Welche Bedeutung diesen Membranverdickungen zukommt, ist einstweilen noch unaufgeklärt. Dass sie in der Bewegungsmechanik des Gelenkpolsters eine bestimmte Rolle spielen, geht u. a. daraus hervor, dass bei der gleichfalls recht rasche Reizbewegungen ausführenden Oxalis sensitiva die Gelenkpolster der Fiederblättchen dieselbe histologische Eigenthümlichkeit zeigen.

Auch die sog. Schlafbewegungen oder nyctitropischen Bewegungen der Laubblätter so vieler Pflanzen, besonders der Leguminosen, werden durch Turgorschwankungen des reizbaren Bewegungsgewebes von Gelenkpolstern erzielt. Die Auslösung der Bewegung erfolgt entweder direct durch einen Wechsel von Licht und Dunkelheit oder in der Weise, dass Lichtschwankungen die geotropische Reizbarkeit der Gelenkpolster verändern (Phaseolus, Lupinus). Im Bau des Bewegungsgewebes der beiden antagonistischen Gelenkhälften macht sich, so viel bekannt, kein Unterschied geltend. Das zwischen der Epidermis und dem centralen Fibrovasalstrang befindliche, mächtig ausgebildete Bewegungsgewebe besteht beiderseits aus einem zartwandigen, rundzelligen Parenchym, das meist chlorophyllhältig und mit Intercellularräumen versehen ist.

Endlich wären hier noch die geotropische Krümmungen ausführenden Stengelknoten der Commelinaceen, Polygonaceen und verschiedener Sileneen, sowie die Knoten der Gramineen anzuführen, welch letztere aus einer wulstartigen Verdickung der Blattscheiden über der Insertionsstelle bestehen. Das Bewegungsgewebe dieser Organe ist physiologisch dadurch charakterisirt, dass es auch im ausgewachsenen Zustande durch den Schwerkraftreiz zu erneutem Wachsthum angeregt werden kann. An einem horizontal gelegten Grashalme tritt auf der Unterseite der Knoten ein lebhaftes Wachsthum ein, während die Oberseite kein Wachsthum zeigt; die Folge davon ist eine geotropische Aufwärtskrümmung der Knoten, wodurch der Halm wieder aufgerichtet wird. In Bezug auf den anatomischen Bau des Bewegungsgewebes der Grasknoten wäre zu bemerken, dass dasselbe aus auffallend kurzen, zuweilen geradezu quertafelförmigen Parenchymzellen besteht und dass, soweit meine Beobachtungen reichen, alle zur Längsachse des Knotens parallelen Wände mit querspaltenförmigen, d. h. senkrecht zur Längsachse orientirten Tüpfeln versehen sind (Secale cereale, Festuca gigantea, Dactylis glomerata). Daraus wäre also wieder zu folgern, dass die Cohäsion der betreffenden Wände in der Längsrichtung des Organs, d. i. in der eventuellen Wachsthumsrichtung am geringsten ist.—Die senkrecht zur Längsachse des Organs orientirten Querwände besitzen zahlreiche kreisrunde Tüpfel.

Eingehende histologische Untersuchungen über die lebenden reizbaren Bewegungsgewebe sind um so wünschenswerther, als dieselben zweifellos das Verständniss der physiologischen Vorgänge, die sich in den Bewegungsorganen abspielen, zu fördern vermögen. Die noch vielfach dunkle Mechanik der betreffenden Reizbewegungen kann durch sie noch manche Aufhellung erfahren.

IV. Reizpercipirende Organe.

Nicht immer sind im pflanzlichen Organismus jene Gewebe und Elementarorgane, in welchen ein äusserer Reiz einen bestimmten Vorgang, gewöhnlich eine Bewegung, auslöst, zugleich auch die den Reiz aufnehmenden, oder reizpercipirenden Apparate. Schon bei einzelligen Pflanzen kann in dieser Hinsicht eine mit räumlicher Trennung verbundene Arbeitstheilung Platz greifen. So scheint der bei phototaktisch reizbaren Protocoçcoideen, Peridineen und Algenschwärmsporen vorkommende rothe »Augenfleck« ein Organ zu sein, das eine localisirte Lichtperception ermöglicht oder bei dieser wenigstens eine Rolle spielt. Bei den höher entwickelten, vielzelligen Pflanzen kommt es sogar sehr häufig vor, dass die Reizperception in anderen Theilen erfolgt, als in jenen, welche die Reizbewegung vollziehen. So wurde von Darwin nachgewiesen, dass bei den Wurzeln der Schwerkraftreiz von der Wurzelspitze aufgenommen wird, während die geotropische Krümmung in der dahinter gelegenen, im Längenwachsthum begriffenen Zone stattfindet. Ebenso wurde bereits von Darwin gefunden und später von Rothert bestätigt, dass das positiv heliotropische Scheidenblatt (die Keimblattscheide, »Cotyledo«) verschiedener Graskeimlinge an seiner Spitze für den Lichtreiz besonders empfindlich ist, während die durch diesen Reiz veranlasste heliotropische Krümmung im unteren Theile des Blattes oder (wie bei den Paniceen) im Hypocotyl erfolgt.

In den soeben erwähnten und anderen Fällen sind die der Reizperception dienenden Theile des betreffenden Organs nicht ausschliesslich für diese Function eingerichtet, sie dienen auch anderen Aufgaben, und es dürfte daher sehr schwer, wenn nicht unmöglich sein, bestimmte histologische Merkmale dieser Theile mit ihrer Function als reizpercipirende Apparate in Beziehung zu bringen. Die Beziehungen zwischen Bau und Function werden sich hier in den meisten Fällen auf die reizempfängliche Structur des Protoplasmas beschränken. Bisher ist blos eine Kategorie von Reizen bekannt, d. s. die mechanischen Stoss- und Berührungsreize, deren Perception bei manchen Pflanzen durch Organe erfolgt, die ausschliesslich diesem Zwecke dienen, und die man sonach direct den Sinnesorganen der Thiere, speciell den Tastorganen, zur Seite stellen darf. Das allgemeine Bauprincip dieser Apparate besteht darin, dass durch geeignete Einrichtungen die zur Reizung erforderliche plötzliche Deformirung des empfindlichen Protoplasmas besonders leicht und stark wird.

Das Empfindungsvermögen der Ranken kennzeichnet sich nach den eingehenden Untersuchungen Pfeffer's[9]) dadurch, »dass zur Erzielung einer Reizung in der sensiblen Zone der Ranke discrete Punkte beschränkter Ausdehnung gleichzeitig oder in genügend schneller Aufeinanderfolge von Stoss

oder Zug hinreichender Intensität betroffen werden müssen. Da jeder feste Körper, sei er auch noch so glatt, zahlreiche kleine Unebenheiten aufweist, und da auch die Oberfläche der Ranken in Folge der wenn auch geringen Vorwölbung ihrer Epidermiswände mehr oder minder uneben ist, so wird durch Stoss oder Reibung mit einem festen Körper die Deformirung des reizbaren Plasmas an verschiedenen Punkten eine verschiedene sein, die Reizung wird also stattfinden. Sie unterbleibt aber, wenn wie beim Anprall einer Flüssigkeit oder bei Berührung mit einem weichen, geschmeidigen Gelatinestäbchen eine ungleiche Druckhöhe von Punkt zu Punkt vermieden und so eine ungleiche Deformirung des sensiblen Plasmas unmöglich wird. Da sich Stoss und Zerrung bei der Berührung mit einem festen Körper durch die Aussenwände der Epidermis auf das Plasma fortpflanzen müssen, so leuchtet ein, dass, je dünner die Wände sind, um so leichter die Uebertragung der Druckwirkung auf das Plasma stattfinden kann. Wenn überdies streng *locale* Membranverdünnungen auftreten, so wird die zur Reizung nöthige Deformirung des Plasmas an diesen Stellen besonders leicht erfolgen und stärker als in der nächsten Umgebung sein. Solche verdünnte Stellen hat *Pfeffer* in den Epidermisaussenwänden verschiedener Cucurbitaceen-Ranken beobachtet. Sie treten in Gestalt von *Tüpfeln* auf, wobei die einzelne Epidermiszelle blos einen oder auch mehrere solcher Tüpfel aufweisen kann. Bei Cucumis sativus sind sie auf die reizempfängliche Seite der Ranke beschränkt, während sie bei Bryonia dioica auch auf der unempfindlichen Flanke auftreten. In der basalen, nicht reizbaren Partie der Ranke sind die Tüpfel sowohl bei Bryonia wie bei Cucumis gar nicht oder nur andeutungsweise vorhanden.

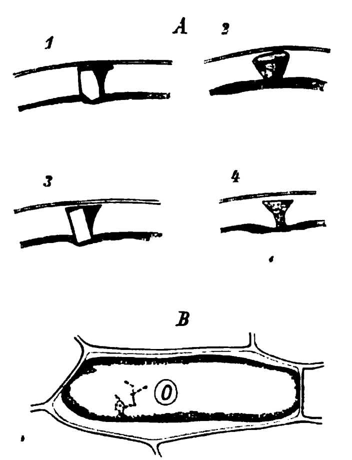


Fig. 204. *A* Fühltüpfel in den Epidermisaussenwänden der Ranken von Cucurbita Melopepo; *B* Oberflächenansicht einer Epidermiszelle der Ranke von C. Pepo, in der Mitte der Fühltüpfel (Alkoholmaterial).

Die von einem Fortsatze des Protoplasten erfüllten Tüpfel reichen verschieden tief in die verdickte Zellwand hinein, doch lässt sich zwischen dem meist trichterförmig erweiterten Tüpfelende und der Cuticula stets noch eine mehr oder minder zarte Celluloseschicht nachweisen. Durch die Erweiterung des Tüpfelendes wird eine flächenförmige Ausbreitung des reizempfänglichen Plasmafortsatzes ermöglicht. Bei Cucurbita Pepo und Melopepo (Fig. 204) fand ich dem Ende desselben meist ein oder mehrere Kryställchen (aus oxalsaurem Kalk?) eingebettet, die sonst an keiner anderen Stelle des Protoplasten, auch nicht im Zellsaft, zu sehen waren. Es dürfte daher keine zu weitgehende Vermuthung sein, wenn das Auftreten dieser Krystalle zur Reizperception in Beziehung gebracht wird. Bei einem plötzlichen Druck auf das Ende des Plasmafortsatzes wird durch die Ecken und Kanten der Krystalle eine noch weitergehende Deformation, und somit eine noch stärkere Reizung des Plasmas bewirkt werden.

Bereits Pfeffer hat hervorgehoben, dass die Reizperception seitens der Ranken nicht immer an solche Plasmafortsätze gebunden ist, die man in functioneller Hinsicht den Tastkörperchen vergleichen kann. Die sehr empfindlichen Ranken von Passiflora gracilis weisen derartige Tüpfelbildungen in den Aussenwänden der Epidermis nicht auf; sie fehlen ferner den Ranken von Cobaea scandens, Vitis vinifera u. a. Die Annahme, dass sie bei den Cucurbitaceenranken thatsächlich als reizpercipirende Organe fungiren, gewinnt aber dadurch an Sicherheit, dass ich an den reizbaren Staubfäden von Portulaca grandiflora und Opuntia vulgaris im wesentlichen ganz ähnlich gebaute Organe gefunden habe.

Bei Portulaca grandiflora sind die Filamente der Staubblätter ringsum bis auf die nicht sensible basale Partie reizbar. Werden sie mit einer Nadel gestossen oder gerieben, so krümmen sie sich nach der gereizten Seite hin. Die Mehrzahl der längsgestreckten, schmalen Epidermiszellen weist ungefähr in der Mitte, seltener einem Zellende genähert, eine winzige Papille auf, deren Wand überaus zart ist und der Hauptsache nach blos aus der dünnen Cuticula besteht (Fig. 205 *A*). Rings um diese Papille herum ist die Aussenwand der Epidermiszelle meist etwas stärker verdickt, als an den übrigen Stellen, so dass die Zartwandigkeit der Papille besonders auffällt. Ihr Lumen wird von einem Plasmazäpfchen ausgefüllt, das sich bei der Plasmolyse von der Papillenwand abhebt. Von einem Tüpfel in der Epidermisaussenwand einer Cucurbitaceenranke unterscheidet sich also dieses kleine Perceptionsorgan nur dadurch, dass die den Plasmafortsatz bedeckende zarte Wandpartie papillös vorgewölbt ist. Es leuchtet ein, dass dadurch die Reizung an diesen Stellen der Epidermis erleichtert wird. — Den nicht reizbaren basalen Theilen der Filamente fehlen diese Papillen.

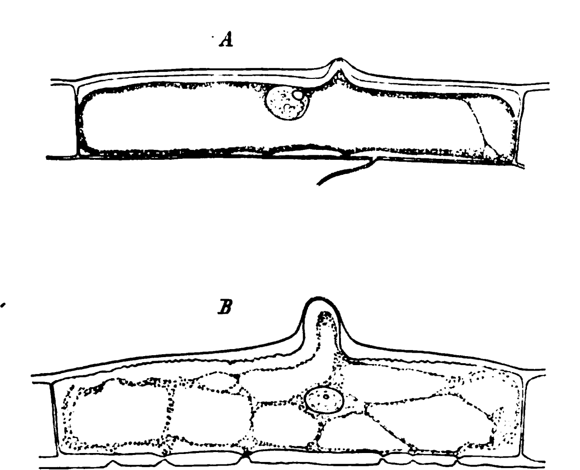


Fig. 205. *A* Plasmolysirte Epidermiszelle eines Filamentes von Portulaca grandiflora mit einer Fühlpapille (Längsschnittsansicht), *B* desgleichen von Opuntia vulgaris (Alkoholmaterial).

Auch die Staubfäden von Opuntia vulgaris sind, wie schon Koelreuter beobachtet hat, ringsum reizbar. Die Bewegung erfolgt wieder gegen die gestossene oder geriebene Seite zu. Die Mehrzahl der Epidermiszellen besitzt annähernd in der Mitte der Aussenwand je eine kleine Papille, die häufig zu einem abgerundeten Zäpfchen verlängert ist (Fig. 205 *B*). Die Wandungen dieser Papille sind wieder ungemein zart, und an der Basis fällt so wie bei Portulaca die manchmal recht starke Verdickung der Epidermisaussenwand auf. Letztere zeigt in der Oberflächenansicht eine deutliche Querstreifung, die auf dem

Vorhandensein zarter Verdickungsfasern beruht. — Bei der grösseren Ausdehnung der verdünnten Membranpartie der Papillen werden diese durch die Berührung mit einem festen Körper nicht selten so stark eingestülpt, dass sich die zarte Membran in Falten legt; dadurch wird natürlich eine sehr starke Deformation des die Papille auskleidenden Plasmabeleges herbeigeführt.

Der Bau dieser kleinen Epidermispapillen an den reizbaren Staubfäden von Portulaca und Opuntia spricht in so deutlicher Weise für ihre Function als Perceptionsorgane für Stoss- und Berührungsreize, dass man ihnen diese Bedeutung auch ohne experimentelle Beweise, die kaum zu erbringen sind, zuschreiben darf. — Auch an den reizbaren Staubfäden anderer Pflanzen lassen sich Einrichtungen nachweisen, welche die Perception von mechanischen Reizen, besonders bei Reibung mit einem festen Körper, erleichtern, wenn es dabei auch nicht zur Ausbildung eigener Perceptionsapparate kommt. So sind an den Staubfäden von Tilia die Aussenwände der gestreckten Epidermiszellen sehr dünn, mehr oder minder stark vorgewölbt und mit zahlreichen längsverlaufenden Cuticularleisten versehen. Bei Abutilon besitzen die basalen Enden der gestreckten Epidermiszellen nach abwärts gekehrte kurze Papillen; überdies ist jede Zelle mit einer Anzahl geschlängelter Cuticularleisten ausgestattet. Bei Berberis ist blos die Oberseite des unteren Theiles des Filamentes reizbar. Hier wölben sich die Aussenwände der Epidermiszellen zu hohen Papillen vor, welche der nicht reizbaren Unterseite des Filamentes fehlen. Allerdings ist auch die nicht sensible Partie der Oberseite papillös, doch sind hier die Papillen niedriger und flacher, als in der sensiblen Zone. — Wenn es auch ungewiss ist, ob die beschriebenen Eigenthümlichkeiten der Staubfadenepidermis bei den letzterwähnten Pflanzen als Anpassungen an die Reizperception entstanden sind, so muss doch zugegeben werden, dass sie durch Erhöhung der Rauhigkeit der Oberfläche die Reizperception begünstigen.

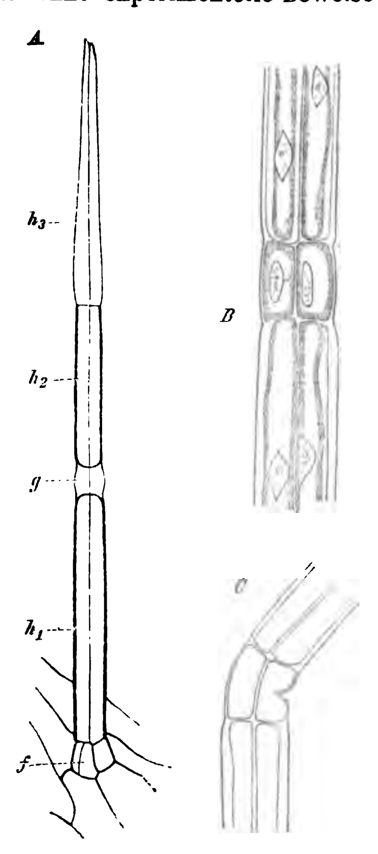


Fig. 206. Bau der Fühlhaare von Aldrovanda vesiculosa. *A* ein Fühlhaar (schwach vergrössert), *f* Fussstück, $h_1 h_2$ und h_3 die langzelligen Etagen mit dickeren Aussenwänden, *g* reizpercipirendes Gelenk, *B* Gelenk mit den angrenzenden Theilen des Haares, *C* desgleichen im gebogenen Zustande.

Den Tasthaaren und Tastborsten der Thiere lassen sich die Fühlhaare und Fühlborsten einiger insektivoren Pflanzen zur Seite stellen.

Bei der submersen Aldrovanda vesiculosa klappen die beiden annähernd halbkreisförmigen Hälften der Blattspreite plötzlich zusammen, wenn eines der

längs des Mittelnervs angeordneten Fühlhaare berührt wird. Das Fühlhaar besteht in den unteren Theilen aus 4, in dem obersten Theile aus 2 nebeneinander verlaufenden Zellreihen, die 5—7 Etagen bilden (Fig. 206 *A*). Die unterste Etage ist kurzzellig und bildet das Fussstück. Dann folgen 1—3 Etagen langgestreckter Zellen, deren Aussenwände ziemlich stark verdickt sind, während die inneren Wände zart bleiben. Hierauf folgt eine auffallend kurzzellige Etage (Fig. 206 *B*), deren Zellen blos ungefähr doppelt so lang als breit sind und dünne Aussenwände besitzen. Diese Etage repräsentirt den reizpercipirenden Theil, das Gelenk des Haares. Die obersten Etagen endlich sind wieder langzellig und mit verdickten Aussenwänden versehen, doch ist die Verdickung hier weniger stark, als in den unteren Theilen des Haares. Die beiden Endzellen weichen an ihrer Spitze meist etwas auseinander. Sämmtliche Zellen des Haares besitzen einen wohl entwickelten Plasmaschlauch mit ziemlich grossem, meist spindelförmig zugespitztem Zellkern. — Bei einem Stoss auf den oberen Theil des Haares wird dieses nicht seiner ganzen Länge nach gebogen. Da die ober- und unterhalb des Gelenkes gelegenen Haartheile zufolge der Verdickung ihrer Aussenwände steif und biegungsfest gebaut sind, so tritt blos eine scharfe Knickung des Haares im Gelenke ein, dessen Zellen auf der Convexseite stark gezerrt, auf der Concavseite stark gepresst werden. Auf letzterer Seite stülpt sich die Aussenwand, eine Querfalte bildend, bei stärkerer Knickung, nach innen ein (Fig. 206 *C*). So kommt es zu sehr ausgiebigen Deformationen der Plasmakörper in den Gelenkzellen. Der ganze Bau des Haares zielt offenbar darauf ab, die mechanische Wirkung des Stosses auf eine bestimmte Stelle des Haares zu concentriren. Dass diese Stelle der reizpercipirende Theil des Haares sein muss, ist eine unabweisliche Folgerung.

Nach demselben Principe sind auch die viel derberen Fühlborsten auf den reizbaren Blattspreiten von Dionaea muscipula gebaut[10]). Auf jeder Spreitenhälfte treten drei Borsten auf, die so angeordnet sind, dass sie ein ungefähr gleichseitiges Dreieck bilden. Obgleich die Reizbewegung, das Zusammenklappen der beiden Blatthälften, auch dann erfolgt, wenn die Epidermis der Blattoberseite ohne Berührung der Haare genügend stark gerieben wird, so ist es doch sicher, dass in den Borsten die Reizbarkeit eine bedeutend erhöhte ist, da schon eine ganz leichte Berührung blos einer Borste genügt, um das Zusammenklappen herbeizuführen. Der merkwürdige Bau dieser Fühlborsten ist schon von Ch. Darwin beschrieben worden, doch erst Macfarlane und Goebel haben ihn

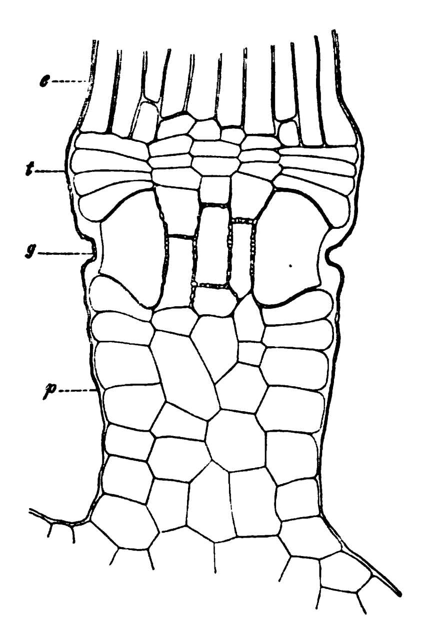


Fig. 207. Längsschnitt durch den unteren Theil einer Fühlborste von Dionaea muscipula; *p* parenchymatisches Postament der Borste, *g* reizpercipirendes Gelenk, *t* tafelförmige Zellen über dem Gelenk, *e* gestreckte Endzellen der Borste.

mit der Function der Borsten als Perceptionsorgane für Stossreize in Beziehung gebracht. Dem vielzelligen, postamentartigen Fussstück der Borste sitzt das reizbare Gelenk auf, welches durch eine ringsherum verlaufende starke Einschnürung gekennzeichnet ist (Fig. 207 *g*). Es besteht aus einem Kranze von grossen radial-tafelförmigen Randzellen (umgewandelte Epidermiszellen), die wahrscheinlich die reizpercipirenden Elemente vorstellen. Ihre Aussenwände sind bis auf die Einschnürungsstelle stark verdickt, ihre Cuticula ist so wie über den angrenzenden Partien des Gelenkes kräftig entwickelt und mit überaus kleinen zahlreichen knötchenförmigen Verdickungen versehen. Diese plasmareichen Randzellen umschliessen ein Bündel gestreckter parenchymatischer Zellen, deren stark lichtbrechende Wände etwas verdickt und ungemein reich und fein getüpfelt sind. Ueber dieser Gelenkstelle tritt eine aus quertafelförmigen Zellen bestehende Schicht auf (Fig. 207 *t*), welcher dann das steife, lange, zugespitzte Endstück folgt, dessen langgestreckte Zellen mit verdickten Längswänden versehen sind. — Wenn man eine solche Borste unter dem Mikroskope biegt, indem man mit einer Nadel an den oberen steifen Theil der Borste stösst, so sieht man direct, dass die Biegung b l o s an der eingeschnürten Gelenkstelle erfolgt. Auf der convexen Seite wird die Membranfalte ausgezogen, auf der concaven wird sie noch schmäler und tiefer (Fig. 208). In einem bestimmten Falle betrug die Breite der ganzen Gelenkstelle im ungebogenen Zustande 19 Theilstriche des Ocularmikrometers, nach erfolgter Biegung dagegen auf der Convexseite 23 Theilstriche; das entspricht einer Verlängerung von 21 Procent. Die grossen tafelförmigen Randzellen des Gelenkes erfahren dabei weitgehende Deformationen, woraus man folgern darf, dass sie es sind, welche den Reiz percipiren.

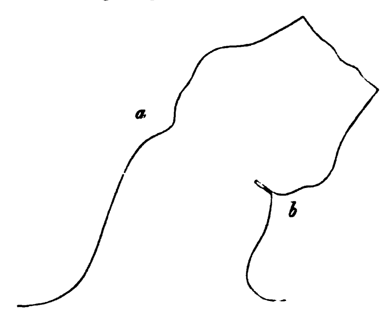


Fig. 208. Gebogene Fühlborste von Dionaea muscipula; auf der convexen Seite bei *a* ist die Membranfalte ausgezogen, auf der concaven Seite bei *b* noch stärker ausgeprägt.

V. Reizleitende Organe und Gewebe.

Wie bei den Thieren findet auch bei den Pflanzen sehr häufig eine Fortleitung äusserer Reize, resp. der von diesen geschaffenen Reizzustände statt. Während aber im Thierreich der Vorgang der Reizfortpflanzung wesentlich stets der gleiche ist und immer durch ein und dasselbe Organ, das Nervensystem vermittelt wird, kann bei den Pflanzen die Fortleitung äusserer Reize auf sehr verschiedene Weise zu Stande kommen[11]). Diese Mannigfaltigkeit der Reizleitungsformen hängt zweifellos mit dem Umstande zusammen, dass das Vermögen der Fortpflanzung äusserer Reize im Pflanzenreich vielfach erst spät, und in den betreffenden Pflanzenfamilien ganz unabhängig von einander, erworben wurde.

Im einfachsten Falle kann eine Reizfortpflanzung von Zelle zu Zelle, und zwar die Fortleitung eines Stossreizes schon auf grobmechanische Weise zu

Stande kommen, ohne dass dabei besondere Leitungseinrichtungen in Anspruch genommen würden. Wenn in der reizbaren unteren Gelenkhälfte von Mimosa pudica blos eine einzige Zelle oder Zellgruppe gereizt wird, so übt diese in Folge der Reizcontraction auf die benachbarten Zellen eine Zerrung aus, die nun gleichfalls gereizt werden, und so kann sich der Reiz, wie schon Pfeffer bemerkt hat, auf alle sensitiven Zellen des Gelenkes fortpflanzen.

Auf gleichfalls rein mechanischem Wege erfolgt die Reizfortpflanzung, wenn durch einen entsprechenden Reiz (einen Stoss- oder Wundreiz) in einem besonderen Röhrensystem hydrostatische Druckdifferenzen hervorgerufen werden, deren Ausgleichung die Reizfortpflanzung vermittelt. Auf diese Weise findet, wie wir später ausführlicher hören werden, bei Mimosa pudica die Reizleitung durch die Blattspreiten, Blattstiele und Stengeltheile von einem Gelenk zum anderen statt.

Auch durch die diosmotische Ausbreitung bestimmter Stoffe, welche von der gereizten Stelle aus von Zelle zu Zelle wandern und gewisse Vorgänge auslösen, kann eine Reizfortleitung vermittelt werden. Als Beispiel seien die Verdauungsdrüsen von Drosera rotundifolia genannt, in denen von dem chemisch oder mechanisch gereizten Köpfchen aus eine Ausfällung eiweissartiger Massen im Drüsenstiele von Zelle zu Zelle abwärts fortschreitet.

Am häufigsten dürfte aber die Reizfortpflanzung auf der Ausbreitung noch räthselhafter molekularer Erregungs- resp. Bewegungszustände beruhen, wobei die zarten Plasmaverbindungen, welche die Tüpfelschliesshäute und überhaupt die Zellwände durchsetzen, gleich den Nerven der Thiere als reizleitende Bahnen fungiren. Die Reize, um die es sich dabei handelt, können sehr verschiedenartiger Natur sein: mechanische Reize durch Stoss oder Reibung, chemische Reize, Licht- und Schwerkraftreize. So ist es zum mindesten wahrscheinlich, dass von der durch die Schwerkraft gereizten Wurzelspitze der Anstoss, welcher die geotropische Krümmung veranlasst, durch Plasmafäden von Zelle zu Zelle bis zur krümmungsfähigen Zone fortgepflanzt wird. Für die auf Stossreize reagirenden Narben von Mimulus und Martynia hat F. W. Oliver[12]) experimentell nachgewiesen, dass die Uebertragung des Reizes von einem Narbenlappen zum andern nicht durch die Gefässbündel vermittelt wird, sondern höchst wahrscheinlich eine Function der die Protoplasten des Parenchyms verbindenden Plasmafäden ist. Bei Dionaea muscipula pflanzt sich der Reiz von den Fühlborsten der Blattoberseite nach Ch. Darwin blos im Blattparenchym, nach Batalin[13]) dagegen in bevorzugtem Maasse in den Gefässbündeln fort. Wahrscheinlich handelt es sich auch hier um die Function von Plasmaverbindungen, deren Vorhandensein im Blattparenchym von Gardiner constatirt wurde. Auch die für Contactreize empfindlichen Ranken besitzen das Vermögen der Reizfortpflanzung, welche sich allerdings nur bis auf eine mässige Entfernung von der Contactstelle ausdehnt und nach Pfeffer wahrscheinlich durch die leicht nachzuweisenden Plasmaverbindungen vermittelt wird.

Die in Rede stehenden Reizleitungsbahnen dienen voraussichtlich nicht blos der Uebertragung äusserer Reize, resp. der von diesen veranlassten Reizzustände. Sie stellen wahrscheinlich auch die Bahnen vor, auf welchen sich innere Reize fortpflanzen, wie sie bei der gegenseitigen Beeinflussung der verschiedenen Gewebe und Organe des Pflanzenkörpers zur Geltung kommen.

Ob ein und derselbe Plasmafaden verschiedene Arten von Reizen fortzuleiten vermag, oder ob in dieser Hinsicht zwischen den zahlreichen Plasmafäden, welche benachbarte Protoplasten verbinden, eine Arbeitstheilung Platz greift, lässt sich begreiflicherweise nicht entscheiden.

Es ist bisher im Pflanzenreiche blos ein Fall bekannt geworden, in welchem die Reizfortpflanzung einem eigens hierzu bestimmten Gewebesystem übertragen wird. Es ist dies das reizleitende Gewebesystem von Mimosa pudica, welches von mir entdeckt und in anatomisch-physiologischer Hinsicht eingehend untersucht worden ist[14]).

Wenn man eines der Fiederblättchen einer genügend reizbaren Pflanze durch einen Stoss reizt, so vollzieht zunächst dieses, fast gleichzeitig aber auch das ihm opponirte Fiederblättchen die Reizbewegung; paarweise legen sich dann auch die übrigen Blättchen des betreffenden Fiederstrahles zusammen. Nach einem stärkeren localen Reize, wie er durch Einschneiden eines Blättchens bewirkt wird, pflanzt sich derselbe noch weiter fort, indem zunächst gewöhnlich das Bewegungsgelenk des primären Blattstieles die Reizbewegung vollzieht, worauf sich die Blättchen der übrigen Fiederstrahlen in basifugaler Richtung paarweise zusammenlegen. Ist die Pflanze sehr reizbar, so vollziehen gewöhnlich auch die Gelenkpolster der secundären Blattstiele die Reizbewegung. Ueberdies pflanzt sich der Reiz durch den Stengel auch auf die nächstbenachbarten Blätter fort. Nach einem sehr starken Reize, wie er durch Abbrühen oder Versengen eines Theiles des Blattes erzielt wird, kann sich die Reizfortpflanzung sogar über sämmtliche Sprosse einer kleineren Pflanze ausdehnen.

Schon Dutrochet hat den experimentellen Nachweis geliefert, dass die Reizfortpflanzung im Stengel der Sinnpflanze weder im Parenchym der Rinde, noch im Marke vor sich geht, sondern dass allein das Fibrovasalsystem (nach Dutrochet der Holzkörper) befähigt ist, den Reiz fortzuleiten. Er sprach auch bereits die Vermuthung aus, dass die Reizfortpflanzung auf der Bewegung der in den leitenden Elementen enthaltenen Flüssigkeit beruhe. Thatsächlich schiesst bei hinreichend tiefem Einschneiden in den Stengel aus der Wunde ein Flüssigkeitstropfen hervor, worauf die benachbarten Blätter die Reizbewegung vollziehen. Mit Recht wurde der Austritt dieses Tropfens, den Sachs, Pfeffer u. A. für einen aus dem Holzkörper stammenden Wassertropfen hielten, mit der Reizfortpflanzung in ursächliche Beziehung gebracht.

Um die Betheiligung lebender Protoplasten (und ihrer Verbindungen) bei der Reizleitung mit Sicherheit ausschliessen zu können, hat Pfeffer das mittlere Stück eines secundären Blattstieles chloroformirt oder ätherisirt und dabei gefunden, dass sich ein Wundreiz stets, ein Stossreiz wenigstens hin und wieder auch über die unempfindlich gemachte Zone des Blattstieles fortpflanzt. Später wurde von mir gezeigt, dass sich ein Wundreiz sogar über durch Abbrühen getödtete Blattstielzonen fortzupflanzen vermag. Daraus ging also unwiderleglich hervor, dass bei Mimosa pudica die Reizfortpflanzung nicht durch ein System zusammenhängender Protoplasten vermittelt wird, sondern auf einer Störung des hydrostatischen Gleichgewichtes in den reizleitenden Elementen beruht, die sich auch über chloroformirte oder getödtete Blattstielzonen fortpflanzt.

Diese reizleitenden Elemente sind aber nicht im Holzkörper resp. in den Hadromtheilen der primären Gefässbündel zu suchen, wie Dutrochet, Sachs, Pfeffer u. A. meinten, sie treten vielmehr in Gestalt von langen, schlauchartigen Zellen, die Längsreihen bilden, in den Leptomtheilen der Gefässbündel auf. Ihre Länge beträgt im primären Blattstiel und im Stengel 0,6—1,2 mm, ihre Breite durchschnittlich 0,018 mm. Die Zellwände sind ziemlich dünn, weich, farblos und werden von Chlorzinkjod dunkelviolett gefärbt. Die Längswände sind häufig getüpfelt, die Querwände schräg oder senkrecht gestellt. Jede Querwand besitzt in der Mitte oder excentrisch gelagert einen einzigen sehr grossen Tüpfel von rundlichem Umriss, dessen Schliess-

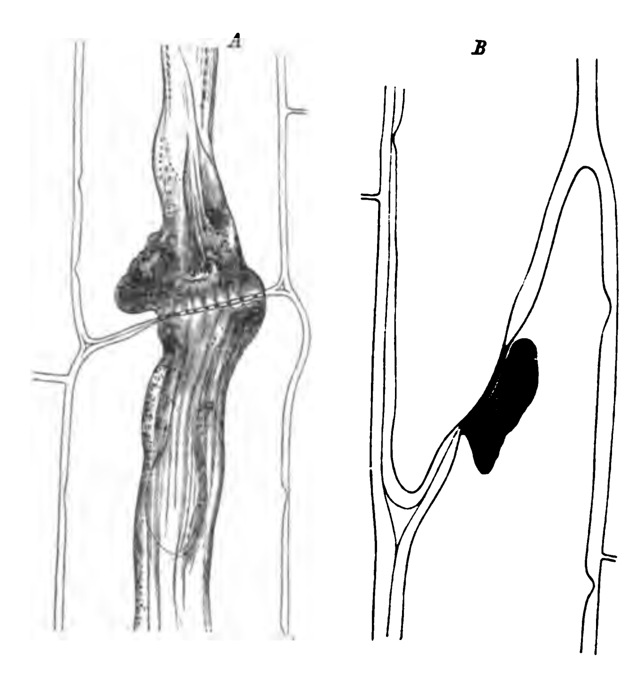


Fig. 209. Enden von Reizleitungszellen im Blattstiel von Mimosa pudica. *A* die contrahirten Protoplasten haften der feinporösen Schliesshaut des grossen Tüpfels der Querwand an, *B* Zellenden mit schräger Scheidewand; der Schliesshaut haftet auf einer Seite ein Plasmarest an. Nach Behandlung mit verdünnter Schwefelsäure und Tinction mit Pikrin-Anilinblau.

haut feinporös und von Plasmafäden durchzogen ist (Fig. 209). Der Zellinhalt besteht aus einem dünnen plasmatischen Wandbeleg mit einem sehr grossen, rundlichen oder etwas gestreckten Zellkern, sowie aus Zellsaft von interessanter Zusammensetzung. Neben einer gummiartigen oder schleimigen Substanz enthält er auch reichlich ein Glykosid oder einen glykosidartigen Körper gelöst, welcher mit Eisenchlorid eine intensiv rothviolette, mit Eisensulfat eine rostrothe Färbung giebt. Ausserdem sind im Zellsaft noch Körnchen einer harzartigen Substanz suspendirt.

Mit den Gefässbündeln, und zwar ausschliesslich im Leptom derselben, durchziehen die reizleitenden Zellenzüge, ein continuirliches Röhrensystem bil-

dend, die Stengel, die primären und secundären Blattstiele (Fig. 210), sowie die Spreiten der Fiederblättchen; sie treten demnach auch in den reizbaren Gelenkpolstern der Blattstiele und Fiederblättchen auf, wo sie durch weiches, mit zahlreichen Tüpfeln versehenes Collenchym von den Zellen der reizbaren Gelenkhälfte getrennt sind. In dem oberseitigen Kantenbündel der secundären Blattstiele bilden die Reizleitungszellen zwischen den beiden Gelenken der Fiederblattpaare kurzzellige Knotenpunkte, in welchen die Fortpflanzung des Reizes nicht blos in der Längsrichtung des Blattstieles, sondern auch in der Querrichtung, von einem Blättchen des Paares zum andern, möglich ist.

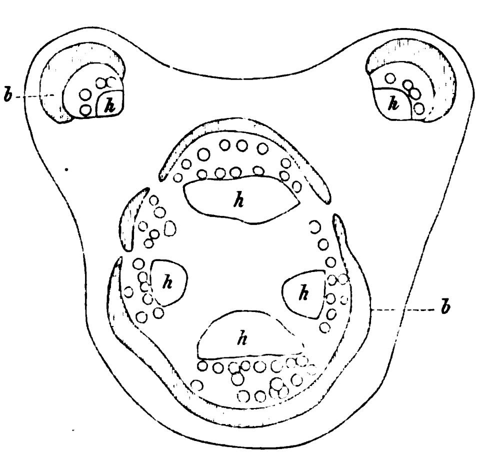


Fig. 210. Querschnitt durch einen primären Blattstiel von Mimosa pudica (halb-schematisch). *b* Bastsicheln, *h* Hadromtheile der Gefässbündel; die kleinen Kreise entsprechen den Reizleitungszellen.

Dass die Reizfortpflanzung thatsächlich in diesem stark turgescirenden Röhrensystem und zwar auf hydrodynamischem Wege zu Stande kommt, geht daraus hervor, dass, wenn beim Einschneiden in den Stengel oder den Blattstiel die besprochenen Zellenzüge geöffnet werden, aus ihnen sofort der Zellsaft in Form eines klaren Tropfens hervorschiesst, worauf dann die Reizbewegung der benachbarten Gelenkpolster eintritt. Wie sich aus den mikrochemischen Reactionen, vor Allem der Violettfärbung mit Eisenchlorid ergiebt, stammt also dieser Tropfen nicht aus dem »Holzkörper«, der zur Erzielung der Reizfortpflanzung gar nicht angeschnitten zu werden braucht, er ist kein »Wassertropfen«, sondern ausgetretener Zellsaft der reizleitenden Zellenzüge. Aus der Grösse dieses Tropfens folgt zugleich, dass der Zellsaft mit Leichtigkeit durch die Poren der grossen Schliesshäute an den Querwänden der Reizleitungszellen hindurchfiltrirt. Die von diesen gebildeten Zellenzüge verhalten sich demnach wie ein System miteinander communicirender, fusionirter Elementarorgane, in denen hydrostatische Druckschwankungen sich mit Leichtigkeit auf grössere Entfernungen hin fortpflanzen können.

Die Reizleitung geht nun in diesem Röhrensystem auf folgende Weise vor sich. Wenn nach einem Stossreiz das Gelenkpolster eines Fiederblättchens sich aufwärts krümmt, so wird durch die mit der Volum- und Gestaltveränderung der erschlafften Gelenkhälfte, sowie mit der Krümmung verbundenen Pressungen auf die stark turgescirenden Reizleitungszellen ein Druck ausgeübt; die dadurch bewirkte locale Drucksteigerung pflanzt sich dank der Elasticität der gespannten Röhrenwände, nach Art einer »Pulswelle« im arteriellen Systeme, wellenartig fort. Die derart entstehende »Bergwelle« (Spannungswelle) giebt im nächsten Gelenkpolster den Stossreiz ab, welcher die Reizbewegung auslöst. Da die Druckschwankung, welche zur Entstehung der Welle

führt, verhältnissmässig nur ziemlich gering sein kann, so findet zwar eine Reizfortpflanzung von einem Blättchenpaare zum andern statt, doch pflanzt sich der Reiz nicht in genügender Stärke bis in das wenig sensible Gelenk des secundären Blattstieles, und ebensowenig in das des primären Blattstieles fort.

Nach einem Wundreize, z. B. durch Entzweischneiden eines Fiederblättchens, wird der Turgor der verletzten Reizleitungszellen plötzlich aufgehoben, es kommt also eine sehr starke locale Druckverminderung zu Stande, die sich im reizleitenden Röhrensystem nach Art einer »Thalwelle« (Erschlaffungswelle) fortpflanzt. In Folge der weit grösseren Druckschwankung, welche eine mechanische Verletzung zur Folge hat, ist die lebendige Kraft des Stosses, welcher in den benachbarten Gelenkpolstern erzielt wird, erheblich grösser, als bei der Reizfortpflanzung nach einem Stossreize. Der Reiz kann daher auf grössere Entfernungen hin fortgeleitet werden; er erreicht nicht blos das Gelenkpolster des primären Blattstieles, sodern pflanzt sich auch durch den Stengel zu benachbarten Blättern fort.

Die Zellsaftbewegung findet nach einem Stossreize, also nach einer Drucksteigerung, in gleicher Richtung statt, in welcher die Bergwelle weitereilt. Nach einem Wundreize, beziehungsweise einer Druckverminderung dagegen bewegt sich der nach dem Orte geringeren Druckes strömende Zellsaft in entgegengesetzter Richtung wie die Thalwelle.

Wie man sich die Uebertragung des Stosses der Berg- oder Thalwelle im reizleitenden Röhrensystem auf das reizbare Parenchym der Gelenkpolster im Einzelnen vorzustellen hat, kann hier nicht näher erörtert werden[15].

Was die Schnelligkeit der derart erzielten Reizfortpflanzung betrifft, so hängt dieselbe natürlich von einer ganzen Reihe von Umständen ab, vor Allem von den Reibungs- und Filtrationswiderständen im reizleitenden Röhrensystem, und vom Turgescenzzustande desselben. Nach Dutrochet und Bert beträgt die Fortpflanzungsgeschwindigkeit in Blatt und Stengel der ausgewachsenen Pflanze 2—15 mm pro Secunde. Nach meinen Versuchen ist die Schnelligkeit der Reizfortpflanzung im Stengel zuweilen ebenso gross, gewöhnlich aber etwas geringer, als im primären Blattstiel. So betrug z. B. bei einem Versuche die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Blattstiel 8,5 mm, im Stengel 6,5 mm pro Secunde.

Schliesslich wäre noch zu erwähnen, dass das reizleitende Gewebesystem im Leptom der Gefässbündel von Mimosa pudica phylogenetisch nicht etwa mit den Siebröhren zusammenhängt; es ist vielmehr mit den bei den Leguminosen sehr verbreiteten Excretschläuchen homolog, die im Leptom von Phaseolus multiflorus, Robinia pseudoacacia u. a. als Gerbstoffschläuche entwickelt sind.

Anmerkungen.

1) G. Karsten, Ueber die Mangrove-Vegetation im malayischen Archipel, Bibliotheca Botanica, Heft 22 1891.

2) Fritz Müller, Die Keimung einiger Bromeliaceen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 13. Jahrg. 1895; Derselbe, Orchideen von unsicherer Stellung, ebenda, 13. Jahrg. 1895.

3) A. v. Lengerken, Die Bildung der Haftballen an den Ranken einiger Arten der Gattung Ampelopsis, Bot. Ztg. 1885.

4) G. Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Untersuchungen aus d. bot. Institut zu Tübingen, Bd. I 1885; C. Correns, Ueber die Epidermis der Samen von Cuphea viscosissima, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 10. Jahrg. 1892.

5) A. F. W. Schimper, Die indomalayische Strandflora, Jena 1891 p. 164 ff.; F. Kolpin Ravn, Sur la faculté de flotter chez les graines de nos plantes aquatiques et marécageuses, Botanisk Tidsskrift, 19. B. Kopenhagen 1894.

6) G. Kraus, Ueber den Bau trockener Pericarpien, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. 5. Bd. 1866; F. Hildebrand, Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus, Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot. 9. Bd. 1873; C. Steinbrinck, Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte, Inaugural-Dissertation, Bonn 1873; Derselbe, Ueber die Abhängigkeit der Richtung hygroskopischer Spannkräfte von der Zellwandstructur, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1888; Derselbe, Zur Theorie der hygroskopischen Flächenquellung und -Schrumpfung vegetabilischer Membranen, Verhandl. des naturhist. Vereins der preuss. Rheinlande 47. Jahrg. 1891; Derselbe, Ueber die anatomisch-physikalische Ursache der hygroskopischen Bewegungen pflanzlicher Organe, Flora 1891; Derselbe, Zur Oeffnungsmechanik der Blüthenstaubbehälter, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 13. Jahrg. 1895; Derselbe, Grundzüge der Oeffnungsmechanik von Blüthenstaub- und einigen Sporenbehältern, Botanisch Jaarbock, VII. Bd. Gent 1895; A. Zimmermann, Ueber mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. XII. Bd. 1881; Derselbe, Ueber den Zusammenhang zwischen Quellungsfähigkeit und Doppelbrechung, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1883; A. Tschirch, Beiträge zu der Anatomie und dem Einrollungsmechanismus einiger Grasblätter, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. XIII, 1882; Vgl. E. Ráthay, Ueber Austrocknungs- und Imbibitionserscheinungen der Cynareen-Involucren, Sitzungsber. der Wiener Akademie, 83. Bd. 1881; G. Firtsch, Berichte der deutschen bot. Gesellsch. I. Bd. 1883; G. Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienenden Bewegungserscheinungen, Pringsheim's Jahrbücher, 17. Bd. 1885; Schinz, Untersuchungen über den Mechanismus des Aufspringens der Sporangien und Pollensäcke, Zürich 1883; Schrodt, Das Farnsporangium und die Anthere, Flora 1885; Leclerc du Sablon, Recherches sur la structure et la déhiscence des anthères, Annales d. sc. nat. Bot. VII. S. T. I; Derselbe, Recherches sur la dissémination des spores chez les cryptogames vasculaires, ebenda, VII. S. T. XII. 1885; Schwendener, Ueber Quellung und Doppelbrechung vegetabilischer Membranen, Sitzungsberichte der Berliner Akad. d. Wissensch. 1887.

7) W. Pfeffer, Physiologische Untersuchungen, I. Untersuchungen über Reizbarkeit der Pflanzen, Leipzig 1873.

8) Die Angabe Pfeffer's (l. c. p. 86), dass in den Staubfäden von Centaurea jacea, von den verdickten Aussenwänden der Epidermis abgesehen, alle parenchymatischen Zellen sehr zarte Wände besitzen, kann ich demnach nicht bestätigen.

9) W. Pfeffer, Zur Kenntniss der Contactreize, Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, II. Bd. p. 483 ff.

10) Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen, übersetzt von J. V. Carus, Stuttgart 1876 p. 261; J. M. Macfarlane, Contributions to the history of Dionaea muscipula Ellis, Contri-

butions of the Bot. Lab. of the Univ. of Pensylvania, Vol. I 1892; K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil p. 69 und 201.

11) Vgl. Pfeffer, Zur Kenntniss der Contactreize, l. c. p. 526 ff.

12) F. W. Oliver, Ueber Fortleitung des Reizes bei reizbaren Narben, Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. 1887.

13) Ch. Darwin, Insectenfressende Pflanzen, deutsch. Uebersetzung p. 283 ff.; Batalin, Mechanik der Bewegungen insektenfressender Pflanzen, Flora 1877.

14) G. Haberlandt, Das reizleitende Gewebesystem der Sinnpflanze, Leipzig 1890 (enthält auch eine vollständige Uebersicht über die Litteratur des Gegenstandes).

15) Nicht unerwähnt darf bleiben, dass nach meinen Versuchen (l. c. p. 63 ff.) nach künstlicher Unterbrechung des reizleitenden Röhrensystems auch der Holzkörper des Stengels von Mimosa pudica in, wenn auch schwächerem Maasse befähigt ist, einen Wundreiz fortzupflanzen. Eine Erklärung dieser immerhin auffallenden Erscheinung habe ich in meiner citirten Abhandlung zu geben versucht.

Zwölfter Abschnitt.

Das secundäre Dickenwachsthum der Stämme und Wurzeln.

A. Das normale Dickenwachsthum.

I. Allgemeines.

Jedes jugendliche Pflanzenorgan besitzt schon in jener Zone, welche sich durch den Uebergang der Bildungsgewebe in Dauergewebe kennzeichnet, einen weit grösseren Querschnitt, als in unmittelbarer Nähe des Scheitels, wo sich die primären Bildungsgewebe aus dem Urmeristem herausdifferenziren. Diese Zunahme der Querschnittsgrösse, welche in der kegelförmigen Gestalt der Vegetationsspitze direct zum Ausdruck kommt, ist eine Folge des primären Dickenwachsthums des Organs. Dasselbe repräsentirt natürlich keinen speciellen Wachsthumsvorgang; an seinem Zustandekommen sind sämmtliche Flächenelemente, d. h. die Zellen des Querschnittes betheiligt, wenn auch nicht alle in gleichem Maasse, und so können wir dieses primäre Dickenwachsthum mit einem anderen Worte auch als die Erstarkung des jugendlichen Organes bezeichnen. Anatomisch betrachtet ist der ganze Vorgang auf den Umstand zurückzuführen, dass die Dauergewebe voluminöser sind, als die Bildungsgewebe, aus welchen sie hervorgehen.

Diese Erstarkung, das primäre Dickenwachsthum des Organs, führt schliesslich zu einer bestimmten, für die betreffende Pflanzenart charakteristischen Dicke desselben. Ist diese annähernd erreicht, so wächst das Organ nunmehr in die Länge, es streckt sich. Nach beendetem Längenwachsthum und vollzogener Ausbildung der Dauergewebe findet bei der Mehrzahl der Monocotylen und Gefässkryptogamen kein nennenswerthes Dickenwachsthum mehr statt. Bei den meisten Gymnospermen und Dicotylen dagegen, ferner bei verschiedenen Palmen, den baumartigen Liliaceen und einigen Gefässkryptogamen besitzen die Stammorgane und meist auch die Wurzeln die Fähigkeit, auch nach beendetem Längenwachsthum und vollständiger Ausbildung ihrer Dauergewebe noch in die Dicke zu wachsen.

Dieses secundäre Dickenwachsthum ist bei den Stämmen verschiedener Palmen, welche noch nachträglich in die Dicke wachsen, nach Eichler's Untersuchungen[1]) nichts Anderes als eine fortgesetzte Erstarkung des Stammes (im vorhin erörterten Sinne), der so von oben nach unten zu allmählich dicker wird; so war z. B. nach Messungen von Martius der 22,09 m lange Stamm einer Cocospalme (Cocos nucifera) unten 0,74 m, oben 0,46 m dick; ein

25,5 m langer Stamm von Mauritia flexuosa besass unten einen Durchmesser von 0,87 m, oben einen solchen von 0,52 m. Diese Dickenzunahme beruht ausschliesslich darauf, dass das Grundparenchym des Stammes weitzelliger, voluminöser wird, und dass auch die Bastbelege der Gefässbündel ihren Querschnitt durch Erweiterung ihrer Zelllumina, sowie durch fortgesetzte Membranverdickung erheblich vergrössern. Die Gefässbündel dagegen erfahren keine Veränderung; auch findet keine Neubildung von Geweben statt.

Diese einfachste Art des secundären Dickenwachsthums zielt also blos auf eine Zunahme der Biegungsfestigkeit des Stammes ab, wie sie bei den eine beträchtliche Höhe erreichenden Palmenstämmen nothwendig ist. Der Entfaltungsfähigkeit des ganzen Assimilationsapparates, der Laubblätter, ist aber bei diesem Typus des secundären Dickenwachsthums ebenso eine bestimmte Grenze gesetzt, wie wenn ein solches überhaupt unterbleibt. Wenn die Leitungsbahnen des Wassers und der in ihm gelösten Nährsalze nachträglich nicht mehr vergrössert werden können, dann ist auch eine unbegrenzte Vermehrung der assimilirenden und transpirirenden Lauborgane ausgeschlossen. Dieselben werden bei den langlebigen Pflanzen dieser Kategorie, wie bei den Palmen, zwar stetig erneuert, an Zahl und Grösse dagegen erfahren sie keine andauernde Zunahme [2]).

Die unbegrenzte Entfaltungsfähigkeit des Assimilationsapparates hat eine ebenso unbegrenzte Möglichkeit der Vergrösserung aller Stoffleitungsbahnen und der Verstärkung des mechanischen Gewebesystems zur Voraussetzung. Diese Bedingung ist aber nur erfüllbar, wenn das secundäre Dickenwachsthum auf einer fortwährenden Neubildung und Ergänzung der den Stamm- und den Wurzelkörper zusammensetzenden Gewebesysteme beruht. Diese Function wird selbstverständlich einem zwischen die Dauergewebe des Organes eingeschalteten Bildungsgewebe übertragen, welches in den gewöhnlichen, typischen Fällen des secundären Dickenwachsthums in Form eines peripheren Hohlcylinders auftritt, im Querschnitte demnach als ein geschlossener Ring erscheint. Derselbe wird als Verdickungs- oder Cambiumring bezeichnet.

II. Das Dickenwachsthum der Gymnospermen und Dicotylen.

A. Der Verdickungs- oder Cambiumring [3]).

In den Stämmen der Gymnospermen und Dicotylen durchsetzt der Verdickungsring die im Kreise angeordneten primären Gefässbündel. Die Leptomstränge kommen dabei nach aussen, die Hadromtheile nach innen zu liegen, und durch die secundär gebildeten Gewebe werden die eben genannten primären Haupttheile der Gefässbündel in radialer Richtung auseinandergeschoben.

Die Entstehung des Verdickungsringes der Stammorgane ist eine verschiedene. Sie knüpft in zahlreichen Fällen bereits an die primären Differenzirungsvorgänge in der Stammspitze an, während in anderen Fällen ein solcher Zusammenhang unterbleibt.

Bei verschiedenen Pflanzen ist der Verdickungsring das Differenzirungsproduct eines primär entstandenen Procambiumringes. Die nachfolgenden Beispiele mögen zeigen, wie dies aufzufassen ist. In den vierkantigen jugend-

lichen Internodien von Salvia Horminum werden 8 Gefässbündel, die Blattspurstränge, angelegt, und zwar je 2 in einer Kante. Die Stränge jedes Paares verschmelzen miteinander bald zu einem einzigen Strange. Zwischen diesen Bündelanlagen treten parallel den Seitenflächen des Stengels schon sehr frühzeitig procambiale Meristemstreifen auf, welche sich an die Cambiumzonen der Blattspurstränge anschliessen. Auf diese Weise kommt ein geschlossener primärer Procambiumring zu Stande, der aber noch keineswegs den Verdickungsring repräsentirt. Jene Procambiumsstreifen bestehen aus 3—4 Zellschichten, deren Elemente nicht etwa in radialen Reihen angeordnet sind, wie dies für den eigentlichen Verdickungsring charakteristisch ist, sondern auf dem Querschnitte ein regelloses Mosaik bilden (Fig. 211, *A*). In diesen Procambiumstreifen werden zunächst neue kleine Gefässbündel angelegt; noch später bilden sich dann die 2—3 inneren Zellschichten zu mechanischen Zellen aus und bilden sammt den Stereiden in den Hadromtheilen der bereits differenzirten Gefässbündel einen geschlossenen, »intracambialen« Libriformring (Fig. 211, *B*). Die äusserste Zelllage jener primären Cambiumstreifen wird dagegen zur Mutterzellschicht des Verdickungsringes: ihre Zellen strecken sich in radialer Richtung und gehen hauptsächlich tangentiale Theilungen ein (Fig. 211, *C*). Indem sich dann

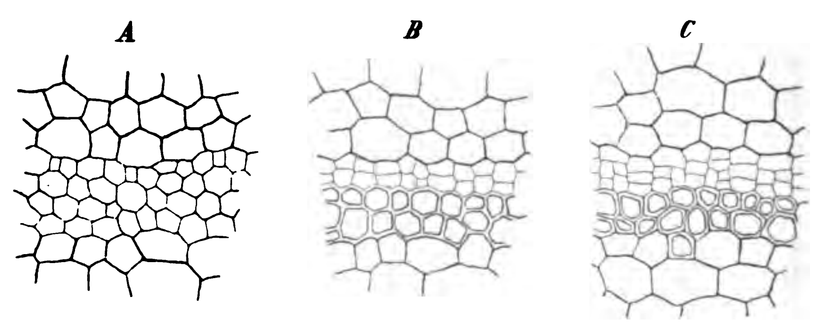


Fig. 211. Anlegung und Differenzirung des primären Procambiumringes im Stengel von Salvia Horminum. *A—C* die successiven Stadien. Vgl. den Text.

das derart entstandene Reihencambium an das gleichnamige Gewebe der bereits differenzirten Gefässbündel anschliesst, kommt der geschlossene Verdickungsring zu Stande.

Etwas complicirter gestalten sich die Verhältnisse in den jungen Internodien von Pelargonium gibbosum. Auch hier kommt es zur Ausbildung eines die Gefässbündelanlagen verbindenden primären Procambiumringes, in welchem kleine Zwischenbündel angelegt werden. Die primären Procambiumstreifen zwischen den Gefässbündelanlagen bestehen aus 5—7 Zelllagen und differenziren sich nicht blos in zwei Gewebeschichten wie bei Salvia Horminum, sondern in vier verschiedene Schichten. Die beiden äussersten Zelllagen werden zu Bast, die 2—3 nach innen folgenden bilden sich zu einem engzelligen Leitparenchym aus; die nächstfolgende Zellschicht dehnt sich in radialer Richtung, zeigt tangentiale Theilungen und repräsentirt sammt dem Reihencambium der Gefässbündel den Verdickungsring; die innerste Schicht endlich wird gleichfalls zu einem eng-, doch langzelligen Leitparenchym. In mehr oder minder ähn-

licher Weise entsteht der Verdickungsring nach Hartig und Sanio bei Ephedra monostachya, Cheiranthus Cheiri, Hieracium, Pyrethrum, Galium, Plantagineen, ferner nach de Bary bei Cobaea, Crassulaceen, Caryophylleen, Rumex, Lunaria u. a.

Wesentlich einfacher gestaltet sich die Bildung des Verdickungsringes, wenn dieselbe unabhängig von dem primären Procambiumringe erfolgt, oder wenn ein solcher überhaupt nicht angelegt wird. In diesen Fällen beginnt die Ergänzung der primären Cambiumstreifen in den Gefässbündeln zum geschlossenen Verdickungsringe in der Weise, dass von den Rändern jener Cambiumstreifen aus durch tangentiale Zelltheilungen eine secundäre Meristemzone hergestellt wird, welche die primären Markstrahlen überbrückt und so die Cambiumstreifen der Gefässbündel miteinander in Verbindung setzt. Ein derartig entstandener Verdickungsring besteht demnach aus fascicularen und interfascicularen Abschnitten. Die ersteren sind zeitlich eine directe Fortsetzung des primären Cambiums, die letzteren dagegen ein aus dem Grundparenchym der Markstrahlen entstandenes Folgemeristem. Wir haben hier demnach ein neues Beispiel für die schon mehrmals erwähnte Thatsache vor uns, dass ein und dasselbe Gewebe von bestimmter Function in seinen verschiedenen Theilen oftmals ganz ungleichen Ursprungs ist.

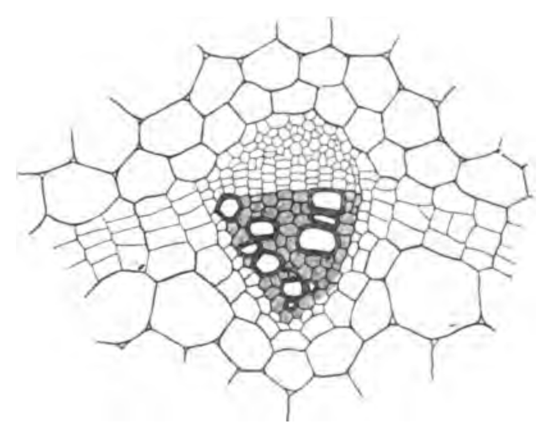


Fig. 212. Querschnitt durch ein Gefässbündel des Stengels von Begonia fuchsioides. An das zwischen Hadrom und Leptom befindliche Reihencambium schliesst sich beiderseits das Interfascicularcambium an. V. 150.

Die soeben besprochene Entstehungsweise des Verdickungsringes zeigt im Einzelnen verschiedene Abweichungen. Während in den typischen Fällen (Menispermeen, Casuarinen, Begonien [Fig. 212], Cucurbita, Aristolochia Sipho, hypocotyles Glied von Ricinus communis u. a.) die secundäre Meristembildung sich darauf beschränkt, die interfascicularen Abschnitte des Verdickungsringes herzustellen, findet in einzelnen Fällen, so z. B. bei Clematis Vitalba, vorerst die Entstehung secundärer, stammeigener Zwischenbündel statt, welche in den primären Markstrahlen zwischen den Blattspursträngen auftreten.

In den Wurzeln der Gymnospermen und Dicotylen wird der Verdickungsring in dem axialen Gefässbündel selbst angelegt. Die tangentialen Theilungen beginnen an den Innenseiten der Leptomstränge des radialen Bündels und setzen sich von hier aus durch das Leitparenchym bis zu den Aussenkanten der Gefässplatten fort; hier überbrücken sie die darüber befindlichen Pericambiumzellen, und damit werden die einzelnen Meristemabschnitte zum Verdickungsring geschlossen (Fig. 213). Auf diese Weise gelangen also die Leptombündel auf die Aussenseite, die Gefässplatten auf die Innenseite des Verdickungsringes; die

Orientirung der primären Gefässbündeltheile zum Verdickungsringe ist also dieselbe wie im Stamme, und das nachträgliche Dickenwachsthum kann in Stamm und Wurzel auf gleiche Weise vor sich gehen. Der Verdickungsring der Wurzeln zeigt natürlich nach seiner Anlage eben so viele Einbuchtungen, als das radiale Gefässbündel Leptomstränge aufweist, doch werden im Laufe des Dickenwachsthums die Leptombündel bald nach aussen geschoben und dadurch jene Einbuchtungen ausgeglichen; der Verdickungsring besitzt dann annähernd die Form eines Kreises.

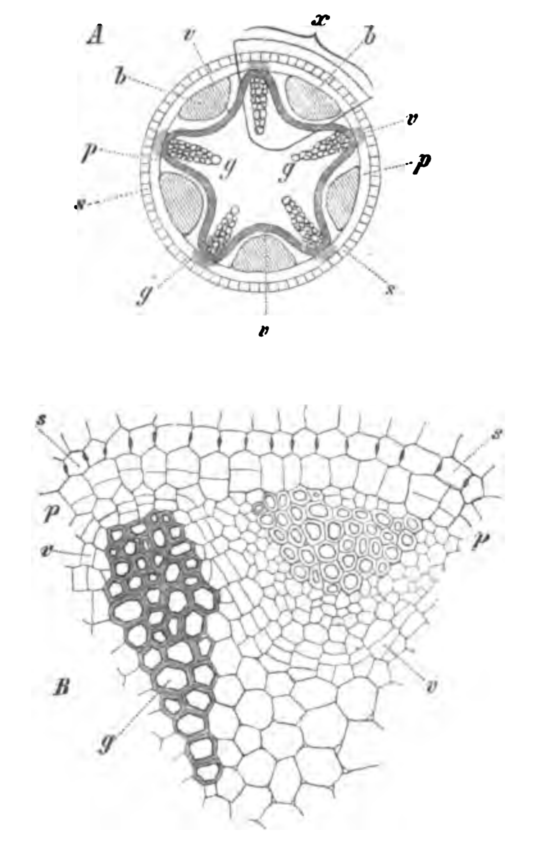


Fig. 213. *A* Schematische Darstellung des Querschnittes durch das Gefässbündel der Hauptwurzel von Vicia faba nach Beginn des Dickenwachsthums; *g—g* Gefässplatten; *b—b* die vor dem Leptom gelegenen Bastbündel; *v—v* Verdickungsring; *p* Pericambium; *s* Schutzscheide. Der Ausschnitt *x* ist in *B* stärker vergrössert dargestellt; Bedeutung der Buchstaben wie vorhin.

Gehen wir nun zum Bau des Verdickungsringes und zur Beschaffenheit seiner Elemente über. Schon mehrmals wurde erwähnt, dass der Verdickungsring ein cambiales Bildungsgewebe vorstellt; in diesem Sinne pflegt man auch häufig schlechtweg vom »Cambiumring« oder »Cambium« zu sprechen, obgleich vom physiologischen Standpunkte aus die Bezeichnung »Verdickungsring« charakteristischer ist. — Die Form der Cambiumzellen des Verdickungsringes ist namentlich von Velten genauer studirt worden; sie ist im Allgemeinen die eines rechteckigen Prismas, dessen breitere Seitenflächen tangential gestellt sind. Die Zellenden sind meist dachförmig zugeschärft. Auf dem radialen Längsschnitte sieht man die radialen Querkanten der Zellenden, auf dem tangentialen Längsschnitte die prosenchymatische Zuspitzung, resp. Zuschärfung derselben. Was die Wände betrifft, so sind die Tangentialwände stets dünn und zart, während die radialen Wände nach den Untersuchungen von de Bary, Fr. Krüger u. A. im Sommer sowohl wie im Winter mehr minder verdickt und mit rundlichen, Längsreihen bildenden Tüpfeln versehen sind. Im Winter, zur Zeit der Vegetationsruhe, ist diese Verdickung der radialen Wände stärker, als im Sommer. Dass die Verdünnung der Wände nach Wiederaufnahme der Wachsthums- und Theilungsvorgänge durch theilweise Resorption

der verdickten Wandpartien erfolgt, ist nicht wahrscheinlich. Nach Strasburger und Krüger liegt vielmehr die Annahme näher, dass das Dünnerwerden der Wände auf Dehnung beruht, indem sich die Cambiumzellen in radialer Richtung zu strecken beginnen. — Der Inhalt der Cambiumzellen besteht aus feinkörnigem Plasma mit meist spindelförmigem Zellkern.

Das Gewebe des Verdickungsringes charakterisirt sich, wie schon mehrmals erwähnt wurde, als Reihencambium. Begreiflicherweise sind nicht alle Zellen einer radialen Cambiumzellreihe einander gleichwerthig, da gegen die beiden Enden der Reihe zu der Uebergang der cambialen Zellen in die verschiedenen Dauerelemente stattfindet. In diesem Sinne unterscheidet Sanio bei Pinus silvestris eine mittlere

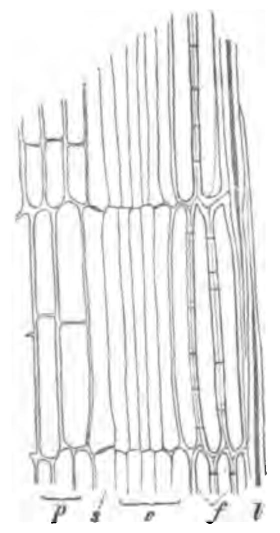


Fig. 214. Theil eines radialen Längsschnittes durch den Stamm von Cytisus Laburnum (Ende October); *p* Leitparenchym der sec. Rinde, *s* junge Siebröhre, *c* Verdickungsring und Jungzuwachs; *f* die zuletzt gebildeten Ersatzfasern; *l* Libriformfasern.

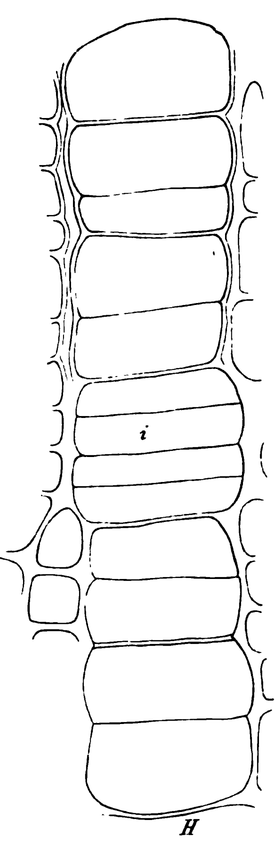


Fig. 215. Querschnitt durch eine Radialreihe der Cambiumzone von Pinus silvestris; *i* vermuthliche Cambiuminitiale, *H* Holzseite. V. 650. Nach Sanio. (De Bary, Vergl. Anatomie.)

»Initialzelle« der ganzen Reihe, durch deren tangentiale Theilung eine neue Initialzelle und eine nach aussen oder innen gekehrte »Gewebemutterzelle« gebildet wird. Gewöhnlich theilt sich jede Gewebemutterzelle nochmals in tangentialer Richtung, und die beiden Tochterzellen gehen nun ohne weitere Tangentialtheilungen in Dauerelemente über (Fig. 215). Als Verdickungsring im engeren Sinne hätte man hiernach blos die aus den Initialzellen bestehende Schichte aufzufassen. Da aber, wie Mischke und namentlich Raatz gezeigt haben, bei ausgiebigerem Dickenwachsthum die Descendenten der Initialzelle sich mehr als blos einmal theilen, so erscheint es am zweckmässigsten, alle Zellen der

radialen, genetischen Reihen, welche sich noch tangential theilen, zum Verdickungsringe zu zählen. Derselbe stellt so nach Raatz eine meristematische Zone dar, in welcher durch fortgesetzte intercalare Theilungen die Zahl der Zellen in den einzelnen radialen Reihen vermehrt wird. Das Vorhandensein von Initialzellen im Sinne Sanio's wird aber durch diese Definition nicht ausgeschlossen.

Da der Verdickungsring durch die nach innen abgeschiedenen Gewebeproducte allmählich in radialer Richtung nach aussen verschoben wird, so muss er, so lange das Dickenwachsthum andauert, an Umfang zunehmen. Bis zu einem gewissen Grade kann dieser Vergrösserung des Umfanges die tangentiale Streckung der Cambiumzellen entsprechen; doch muss dieselbe schliesslich die Einschaltung neuer radialer Wandungen zur Folge haben, wodurch die Zahl der radialen Zellreihen des Verdickungsringes entsprechend vermehrt wird. Da wegen des constanten Verhältnisses von Radius und Umfang bei gegebener Vergrösserung des ersteren das Maass des tangentialen Wachsthums sich leicht berechnen lässt, so kann auf Grund bestimmter Messungen in jedem Einzelfalle durch Rechnung ermittelt werden, nach wie vielen tangentialen Theilungen in einer Zellreihe des Verdickungsringes eine radiale Theilung eintritt. Derartige Berechnungen sind zuerst von Nägeli angestellt worden.

Die vom Verdickungsringe der Gymnospermen und Dicotylen gebildeten Dauergewebe lassen sich folgendermaassen gruppiren: Der auf der Innenseite des Verdickungsringes gelegene Dickenzuwachs, welcher hauptsächlich die mechanischen und wasserleitenden Elemente und das Hadromparenchym in sich vereinigt, wird als Holz oder Holzkörper bezeichnet; der ausserhalb des Verdickungsringes gelegene Zuwachs dagegen, im Wesentlichen aus Leptom, Leitparenchym und eventuell aus localmechanischen Strängen bestehend, repräsentirt die secundäre Rinde. Sowohl in der letzteren, wie auch im Holzkörper treten radiale Gewebestreifen auf, welche in ununterbrochenem Verlaufe Holz und Rinde durchsetzen; dies sind die Markstrahlen. Der dem Holzkörper angehörige Theil des Markstrahls kann als Holzmarkstrahl (oder kurzweg als Markstrahl im engeren Sinne) bezeichnet werden; seine ausserhalb des Verdickungsringes befindliche Fortsetzung ist dann der Rindenmarkstrahl.

Die Anlegung neuer secundärer Markstrahlen im cambialen Verdickungsringe erfolgt in der Weise, dass je nach der Grösse des Markstrahls eine oder mehrere Cambiumzellen die entsprechende Anzahl von queren und schrägen Theilungen eingehen; so werden die meristematischen Initialzellen der einzelnen Zellreihen des Markstrahls gebildet. Bei Cytisus Laburnum habe ich die Anlegung der kleinen und kleinsten Markstrahlen genauer verfolgt und gefunden, dass die betreffenden Cambiumzellen zunächst in der Regel 1—2 vorbereitende Theilungen eingehen. Die cambiale Mutterzelle theilt sich durch eine radiale Längswand, und die eine der beiden Tochterzellen kann entweder sofort zur Specialmutterzelle des Markstrahls werden, oder eine bogige Längswand schneidet von ihr eine kleine spindelförmige Enkelzelle ab, welche durch quere Theilungen die Markstrahlinitialen bildet.

Für die soeben genannten Bildungszellen gelten dieselben Zelltheilungsnormen, wie für die Cambiumzellen des Verdickungsringes. Durch tangentiale Theilungen werden nach aussen neue Zellen zum Rindenmarkstrahl, nach innen

eben solche zum Holzmarkstrahl gefügt. Wie von Krabbe für eine Anzahl von Holzgewächsen nachgewiesen wurde, unterbleiben aber in den Tochterzellen der Markstrahlinitialen weitere Theilungen; jede Tochterzelle wird vielmehr direct zu einer Dauerzelle, und zwar je nach ihrer Lage zu einer Rinden- oder Holzmarkstrahlzelle. So wurden z. B. in einem 8jährigen Aste von Cytisus Laburnum nach einer von mir angestellten Beobachtung in jeder Vegetationsperiode seitens der betreffenden Markstrahlinitiale 2 Rinden- und 8 Holzmarkstrahlzellen abgeschieden. Veranschlagt man die Vegetationsperiode auf rund 200 Tage, so verstrichen von einer Theilung zur anderen durchschnittlich 20 Tage.

Zur Zeit der lebhaftesten Stoffwanderung, im Frühjahr und im Herbste, werden die meristematischen Markstrahlinitialen natürlich von einem starken Strom der in Translocation begriffenen Kohlehydrate durchquert und so in sehr intensiver Weise der Stoffleitung dienstbar gemacht. Bei verschiedenen Hölzern (Quercus pedunculata, Fagus silvatica, Prunus Cerasus und besonders deutlich bei Cytisus Laburnum) führt diese Inanspruchnahme der Markstrahlinitialen zu einem Functionswechsel derselben, welcher auch histologisch zum Ausdruck kommt: die genannten Zellen geben fast ausnahmslos ihren meristematischen Charakter auf, verdicken auch ihre tangentialen Wände, die dann getüpfelt erscheinen, und werden zu typischen Rindenstrahlzellen (Fig. 217, *m*). So kommt es, dass vom Spätherbst bis zum Frühjahr der Rindenmarkstrahl unmittelbar an den Holzmarkstrahl grenzt, und dass zu Beginn des erneuten Dickenwachsthums auch neue Markstrahlinitialen gebildet werden, welche durch Theilung der innersten Zellen des Rindenstrahles entstehen. Dieselben sind demnach als ein Folgemeristem zu betrachten, das sich alljährlich erneuert.

B. Die secundäre Rinde[1]).

Die ausserhalb des Verdickungsringes gelegenen Producte desselben (d. h. die Gewebe der secundären Rinde) werden häufig als »Bast« im topographischen Sinne bezeichnet. Selbstverständlich können wir von dieser Benennung keinen Gebrauch machen, da wir unter Bast eine bestimmte Gewebeart des mechanischen Systems verstehen. Ebenso müssen wir von der Bezeichnung »Weichbast« absehen, worunter man die nicht mechanischen Bestandtheile der secundären Rinde versteht, sowie auch vom Ausdruck »Bastparenchym«, der zur Bezeichnung des Leitparenchyms der secundären Rinde (ausschliesslich der Markstrahlen) gebraucht wird.

Die einzelnen Gewebearten, die hier in Betracht kommen, treten gewöhnlich mehr oder minder deutlich in tangentialen Schichten auf; dieselben werden von den radialen Markstrahlen durchzogen, welche den Stoffverkehr zwischen Rinde und Holz vermitteln.

Das Leptom der secundären Rinde besteht wie sonst aus Siebröhren und Geleitzellen, resp. den sie vertretenden plasmareichen Parenchymzellreihen; ferner aus Cambiformzellen, die aber weniger zahlreich und typisch entwickelt sind, als im primären Leptom, und gegenüber dem Leitparenchym (Leptom-

parenchym) sehr zurücktreten. Die Siebröhren mit den Geleitzellen, sowie das Leitparenchym treten gewöhnlich in tangentialen Schichten auf, die mit einander abwechseln. Die Siebröhrenglieder besitzen, da sie aus Cambiumzellen hervorgehen, schräge Endflächen mit mehreren übereinander befindlichen Siebplatten: dass damit ein erleichterter Eiweisstransport verknüpft ist, wurde bereits in der Einleitung des VII. Abschnittes erwähnt. Die Zellen des Leitparenchyms enthalten meistens etwas Chlorophyll und speichern im Herbste reichlich Stärke, die aber vor Eintritt der Winterruhe, im Spätherbst, wieder verschwindet. Sie wird nach den Untersuchungen von Russow, A. Fischer u. A. in Fett, zum Theil auch in Glycose und vielleicht auch in einen noch unbekannten Stoff umgewandelt; zum Theil wandert sie wohl auch durch die Markstrahlen in den Holzkörper ein. Im Frühjahr findet zunächst wieder eine Regeneration der Stärke statt, die aber später gelöst und durch Vermittelung des Holzkörpers den austreibenden Sprossen zugeführt wird. Die in den Blättern erzeugten Kohlehydrate wandern, wie Ringelungsversuche von Th. Hartig, Hanstein und A. Fischer gelehrt haben, ausschliesslich im Leitparenchym der Rinde nach abwärts und durch die Markstrahlen in den Holzkörper ein.

Die Siebröhren und Geleitzellen, resp. eiweissreichen Parenchymzellreihen besitzen nur eine kurze Functionsdauer. Sie werden spätestens nach Ablauf einer Vegetationsperiode entleert und zusammengedrückt, während die Leitparenchymzellen jahrelang functioniren können.

Die mechanischen Elemente der secundären Rinde sind typische Bastfasern und Sklerenchymzellen. Bei einer Anzahl von Pflanzen fehlen die ersteren (z. B. bei Abies, Fagus, Platanus, Viburnum u. a.); noch häufiger fehlen die »Steinzellen« (Cupressineen, Taxus, Ulmus, Morus, Lonicera, Sambucus, Berberis, Tilia u. a.). Verhältnissmässig seltener dagegen entbehrt die secundäre Rinde aller mechanischen Elemente (z. B. Laurus, Nerium, Cornus, Ribes, Buxus u. a.).

Die Bastfasern zeigen, wenn man die typischen Fälle betrachtet, zweierlei Anordnungsweisen. Sie können 1) vereinzelt oder zu Gruppen vereinigt in der Rinde unregelmässig zerstreut sein, oder sie bilden 2) tangentiale Schichten und Platten, welche mit den Leptombinden, an die sie sich anlegen, alterniren. Hierher gehören die Cupressineen, Castanea vesca, Juglans nigra, Vitis vinifera, Clematis Vitalba, Quercus Robur u. a. — Auf letztere Weise durchziehen die secundäre Rinde nicht selten beträchtliche Bastmassen, allein es wäre ein Irrthum, wenn man denselben eine wesentliche Rolle in Bezug auf die Biegungsfestigkeit des ganzen Organes zuschreiben wollte. Denn die Widerstandskraft eines älteren Astes oder Baumstammes hat im Holzkörper ihren Sitz, und das Bastgewebe der secundären Rinde kann demnach in erster Linie blos localmechanischen Zwecken dienen: es schützt das Leptom, mit dessen Schichten es abwechselt. Damit ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass solche Bastschichten auch zur Festigkeit des ganzen Organe beitragen, und dieser Antheil wird um so grösser sein, je schwächer der Holzkörper anfänglich ist. Ein 1—3jähriger Lindenzweig mag also immerhin einen nicht unansehnlichen Bruchtheil seiner Festigkeit den starken Bastbelegen der Rinde verdanken. Je mehr aber im Laufe des Dickenwachsthums der Holzkörper erstarkt, um so mehr tritt die localmechanische Bedeutung des Rindenbastes in den Vordergrund.

Ausser den mechanischen Elementen finden sich in der secundären Rinde sehr häufig Krystallschläuche; bei verschiedenen Pflanzen auch Secretgänge und Milchröhren. Da dieselben keine besonderen Eigenthümlichkeiten zeigen, so ist auf sie an dieser Stelle nicht näher einzugehen.

Schliesslich sind hier noch die Markstrahlen der secundären Rinde zu besprechen, deren Elemente bei den Dicotylen in Bezug auf Inhalt und Wandbeschaffenheit den übrigen Leitparenchymzellen der Rinde gleichen. Mit diesen letzteren treten die Markstrahlen durch zahlreiche Tüpfel in regen Stoffverkehr, und auch die Geleitzellen suchen die unmittelbare Nachbarschaft der ersteren auf. Bei den Abietineen und einem Theil der Cupressineen und Taxodineen fand Strasburger ausser den stärkehaltigen, resp. leitenden Zellen der

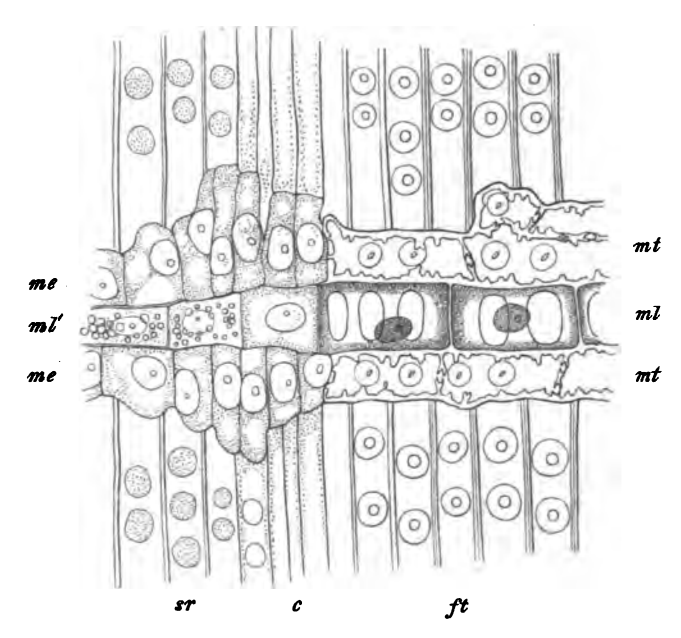


Fig. 216. Sec. Markstrahl eines Astes von Pinus Pumilio (Anfang Juli); *me* eiweissreiche Zellen des Rindenmarkstrahles, *mt* Tracheiden des Holzmarkstrahles, *ml'*—*ml* leitparenchymatische Zellreihe des Markstrahles; *sr* Siebröhren, *c* Cambium, *ft* Fasertracheiden.

Rindenmarkstrahlen noch eiweissreiche Zellen auf, die im Allgemeinen den oberen und unteren Rand des betreffenden Markstrahles einnehmen und sich durch grössere Höhe und geringere Länge, häufig auch durch grosse Zellkerne vor den stärkeführenden Elementen auszeichnen (Fig. 216 *me*). Sie legen sich an die benachbarten Siebröhren der Rinde an, mit denen sie bei den Abietineen und wahrscheinlich auch bei den anderen hierher gehörigen Coniferen durch Siebtüpfel verbunden sind. Mit der Entleerung der Siebröhren hält jene der eiweisshaltigen Markstrahlzellen gleichen Schritt. Ihre Function ist noch unbekannt; sie dürfte dieselbe sein, wie jene der Geleitzellen, die sie vertreten.

Im Laufe des Dickenwachsthums erfährt natürlich die secundäre Rinde, da sie successive nach aussen geschoben wird, eine beträchtliche Zunahme ihres

Umfanges, wobei jedoch das passive Wachsthum der Rinde, welches diese Zunahme herbeiführt, sich begreiflicherweise nur auf das lebensfrische Gewebe, nicht auf die Borke oder das ausgebildete Periderm erstreckt. — Der äusserste Theil der Rinde, welcher zumeist schon functionsuntüchtig geworden, wird bei den meisten Bäumen alljährlich durch Borkenbildung abgestossen. Am auffälligsten ist dieser Process bei solchen Stämmen, welche die ganze secundäre Rinde des Vorjahres abwerfen (Vitis); dem entspricht dann eine besonders reichliche Neubildung von secundärem Rindengewebe.

C. Der Holzkörper[5]).

1. Die Elementarorgane des Holzes.

Die vom Verdickungsringe nach innen zu abgeschiedenen secundären Gewebe, welche zusammen den Holzkörper bilden, bestehen aus mechanischen und stoffleitenden Elementarorganen.

Während für die primäre Anordnung der Gewebe des Dicotylenstammes der so überaus häufige Bastring charakteristisch ist, wird nach Eintritt des Dickenwachsthums das Stereom auf die Innenseite des Verdickungsringes verlegt; der Bastring wird zum Libriformring. Der Grund für diese abweichende Lagerung der mechanischen Elemente ist unschwer einzusehen: nur auf der Innenseite des Verdickungsringes kann das Stereom zu einem dauernden Bestandtheile des in die Dicke wachsenden Organes werden. Da nun vom Verdickungsringe auch die wasserleitenden und ein Theil der kohlehydrateleitenden Elementarorgane nach innen zu abgeschieden werden, so ist im Holzkörper eine wechselseitige Durchdringung des mechanischen und des stoffleitenden Gewebesystems die unausbleibliche Folge. Indem auf diese Weise die beiden genannten Systeme ihre anatomisch-topographische Selbständigkeit aufgeben müssen, so wird begreiflicherweise auch ihre physiologische Selbständigkeit zum Theil verwischt und beseitigt. Die verschiedenen Functionen sondern sich nicht mehr strenge nach den anatomischen Hauptmerkmalen der Gewebe. Das eine Gewebesystem übernimmt als Nebenfunction die Aufgabe des anderen, und schliesslich kann zwischen Haupt- und Nebenfunction überhaupt nicht mehr unterschieden werden. Der anatomische Ausdruck hierfür besteht in dem Vorhandensein zahlreicher Uebergangsstufen, durch welche die Formen der typischen Elementarorgane des Skelet- und des Leitungssystems mit einander verbunden sind.

Als solche typische Elementarorgane des Holzes[6]) sind aufzufassen: 1) die echten Libriformfasern, als specifisch-mechanische Elemente; 2) die mehr oder minder dünnwandigen Gefässe und Tracheiden, als wasserleitende Röhren; 3) die Holzparenchymzellen, welche zur Leitung und in noch höherem Maasse zur Aufspeicherung von stickstofflosen Assimilaten dienen. Hierzu kommen noch 4) die Elemente der Holzmarkstrahlen.

Die Libriformfasern oder Holzfasern (Libriformzellen) können in ihrer typischen Ausbildung geradezu als die Bastzellen des Holzes bezeichnet werden (Fig. 217 *lf*). Sie sind stets von prosenchymatischer Gestalt, besitzen ver-

dickte Wandungen mit spaltenförmigen, linksschiefen Poren, und ihr Inhalt besteht aus Luft, bisweilen auch aus geschrumpften Plasmaresten. Die Wände der Libriformfasern sind viel häufiger und in der Regel auch stärker verholzt, als die Bastzellwände. — Bei manchen Hölzern (Cytisus Laburnum, Caragana arborescens, Gleditschia triacanthos, Ulmus suberosa, Celtis australis, Morus alba u. a.) fand Sanio, dass die innerste Wandschicht der Libriformfasern von eigenthümlich knorpelig-gelatinöser Beschaffenheit ist und unverholzt bleibt.

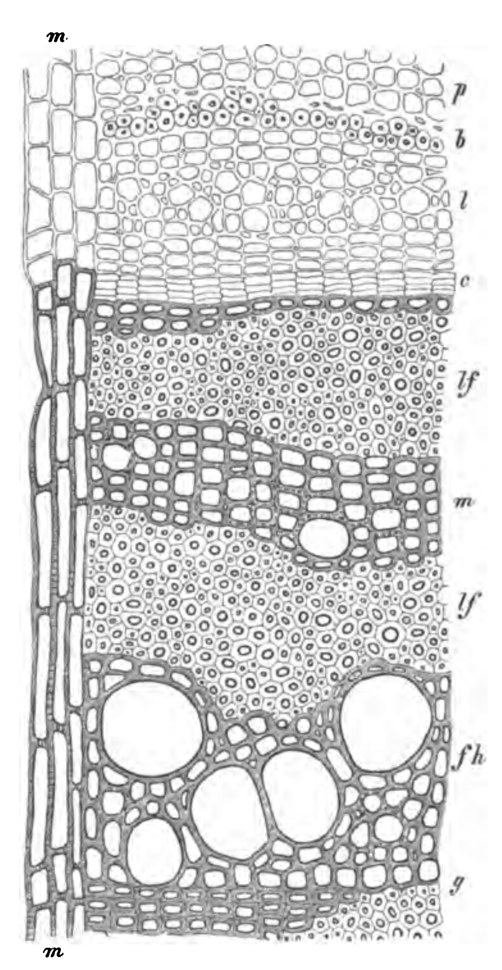


Fig. 217. Theil eines Querschnittes durch Holz und Rinde eines 12jährigen Astes von Cytisus Laburnum (Ende October). *p* Leitparenchym, *b* Bastplatte, *l* Leptom (die grösseren Elemente Siebröhren), *c* Verdickungsring und Jungzuwachs, *lf* Libriform, *m* Mestom (Ersatzfasern, Holzparenchym, Tracheiden und enge Gefässe), *fh* Frühlingsholz (Mestom mit grossen Gefässen), *g* Grenze zwischen Frühlingsholz und letztjährigem Herbstholz, *m* Markstrahl.

Im Allgemeinen erreichen die Libriformfasern nicht die Länge typischer Bastzellen, doch werden sie immerhin 0,3—1,3 mm lang. So beträgt nach Sanio ihre durchschnittliche Länge im Holze von Prunus Laurocerasus 1,26 mm, von Ulex europaeus 1,03 mm, von Quercus pedunculata 0,8 mm, von Salix acutifolia 0,53 mm, von Tilia parvifolia 0,46 mm u. s. f.

Die Gefässe und Tracheiden des Holzkörpers sind in typischer Ausbildung, d. h. sofern sie nicht zu mechanischen Leistungen herangezogen werden, kaum dickwandiger, als die gleichnamigen Elemente der primären Gefässbündel. Als Wandverdickungen treten häufig zarte Spiralfasern auf (Fig. 218 *D*, *E*), die aber meist zu schwach sind, als dass ihnen eine mechanische Bedeutung zukommen könnte. Strasburger spricht ihnen eine Rolle bei der Wasserleitung zu, indem er annimmt, dass sie »dem Wasser in den Jamin'schen Ketten den Durchgang zwischen Luftblase und Wand, der Richtung des Schraubenbandes folgend, erleichtern müssen«. Der Stoffverkehr erfolgt in den meisten Fällen durch dichtgedrängte Hoftüpfel, zuweilen auch durch die unverdickten Membranpartien von netzartig verdickten Wandungen (Crassulaceen, Opuntia, Cereus).

Wo die wasserleitenden Röhren des Holzes an Leitparenchym grenzen (sei es nun Holzparenchym oder Markstrahlengewebe), da wird der Stoffverkehr entweder durch einseitige Hoftüpfel (vgl. S. 270) oder durch meist grosse einfache Tüpfel vermittelt.

Bei den Abietineen und anderen Coniferen, doch auch in Dicotylen-Hölzern (Hippophaë rhamnoides, Salix fragilis u. a.) werden die Tracheiden häufig von radialen Cellulosebalken durchsetzt, die sich durch mehrere Jahresringe erstrecken können. Ihre Entwickelungsgeschichte ist noch nicht vollkommen klargestellt. Ob sie als radiale Aussteifungen dienen, oder ob sie, wie Raatz will, blos eine »Abnormität« sind, muss hier gleichfalls unentschieden bleiben.

Die Holzparenchymzellen entstehen durch wiederholte Quertheilungen der cambialen Mutterzellen, und auch im ausgebildeten Zustande lassen sich oft die entwickelungsgeschichtlich zusammengehörigen Zellen als spindelförmige Gruppen nachweisen. Die einzelnen Elemente sind stets längsgestreckt-prismatisch, in der unmittelbaren Nähe grosser Gefässe oftmals plattgedrückt. Die Zellwände zeigen in den typischen Fällen nur schwache Verdickung und sind verholzt. Die hauptsächlich an den Radial- und Querwänden auftretenden Tüpfel sind immer rundlich oder elliptisch. Der Zellinhalt besteht aus einem lebenden Plasmaleibe und zur Zeit der Winterruhe aus reichlich aufgespeicherter Stärke (bei den meisten hartholzigen Laubbäumen) oder fettem Oel (bei weichholzigen

Fig. 218. Elemente des Holzes von Cytisus Laburnum (tangentialer Längsschnitt). *A* stärkeführende Ersatzfaser. *B* Enden zweier benachbarter Holzparenchymzellen; *C* intermediäre Zellform, in ihrer oberen Hälfte Ersatzfaser, in ihrer unteren Libriformfaser; *D* wasserleitende Elemente; links eine Tracheide, rechts ein enges Gefässglied; bei *e* die Löcher in den Wandungen der Gliedenden. *E* Wandungsstück zwischen zwei Tracheiden mit Hoftüpfeln und Spiralfasern.

Bäumen, Tilia, Betula, Pinus silvestris u. a.). Hin und wieder enthält das Holzparenchym auch spärliche Chlorophyllkörner.

Wie aus den schon oben erwähnten Ringelungsversuchen von Th. Hartig und A. Fischer[7]) hervorgeht, findet die Abwärtsleitung der Kohlehydrate aus den assimilirenden Blättern nur im Leitparenchym der Rinde und nicht auch im Holzparenchym statt. Besonders lehrreich sind jene Versuche Fischer's, bei welchen die Aeste von Prunus avium, Tilia und Betula doppelt geringelt wurden. In das zwischen den Ringelungsstellen befindliche blattlose Aststück war auch nach Wochen noch keine Stärke eingewandert. Im Frühjahre dagegen findet, wie wir später hören werden, die Aufwärtsleitung der Kohlehydrate hauptsächlich in den Gefässen statt. Wenn auch das Holzparenchym demnach in erster Linie zur Speicherung stickstoffloser Assimilate dient, so wäre es doch zu weit gegangen, wenn man darin seine ausschliessliche Function erblicken und ihm jede Fähigkeit zur Leitung von Kohlehydraten absprechen wollte. An den Stoffleitungsvorgängen im Holzkörper selbst ist es jedenfalls gleich den Markstrahlen mitbetheiligt. Dass es hier nicht blos dem Localverkehr dient, sondern auch in die Längsleitung eingreifen kann, geht aus der typischen Längsstreckung seiner Zellen und der besonders reichen Tüpfelung seiner Querwände unzweideutig hervor.

Wenn die cambialen Mutterzellen des Holzparenchyms ungetheilt bleiben, was ziemlich häufig der Fall ist, dann werden Zellen gebildet, welche in der Beschaffenheit ihrer Wände und ihres Inhaltes, sowie auch betreffs ihrer Function den typischen Holzparenchymzellen zwar vollständig gleichen, die sich aber von ihnen durch ihre spindelförmige Gestalt unterscheiden (Fig. 218 *A*). Sanio hat diese Zellen, welche das typische Holzparenchym häufig begleiten oder auch vollständig ersetzen (wie bei Viscum, Caragana arborescens, Spiraea salicifolia), als Ersatzfasern bezeichnet. Eine solche Ersatzfaserzelle ist also entwickelungsgeschichtlich einer spindelförmigen Gruppe von gewöhnlichen Holzparenchymzellen homolog. Der ganze Unterschied besteht, wie gesagt, blos darin, dass in dem einen Falle die betreffende Cambiumzelle ungefächert blieb, in dem anderen Falle dagegen Quertheilungen einging. In physiologischer Hinsicht kann dieser Unterschied nicht maassgebend sein — wir betrachten ja z. B. auch den Unterschied zwischen gefächerten und ungefächerten Bastzellen als nebensächlich — und so dürfen wir nach dem Vorgange Troschel's die Ersatzfaserzellen zum Holzparenchym im weiteren Sinne zählen.

Nachdem wir im Vorstehenden die typischen Elementarorgane des Holzes kennen gelernt, welche sich in Bau und Function unmittelbar an die gleichnamigen Elementarorgane der primären Gefässbündel anschliessen, sollen nunmehr die bereits oben erwähnten Uebergangsformen zwischen den specifisch-mechanischen und den stoffleitenden und speichernden Gewebselementen näher besprochen werden, welche im Holzkörper nicht selten in überwiegender Mehrzahl vorhanden sind und so dem histologischen Bau des Holzes ein ganz bestimmtes Gepräge aufdrücken.

Wir wollen zunächst jene Reihe von Uebergangsformen betrachten, welche die typischen Libriformfasern mit den Gefässen und Tracheiden verbindet. Als erste Andeutung der wasserleitenden Nebenfunction des Libriforms macht sich die Ausbildung kleiner behöfter Tüpfel geltend; die

Tüpfelcanäle sind zwar noch spaltenförmig und linksschief angeordnet, allein die vergrösserte Schliesshaut bedingt das Zustandekommen eines wenn auch nur engen Hofraums (Quercus, Fraxinus, Daphne u. a.). Je mehr sich nun das Libriform an der Wasserleitung betheiligt, desto grösser und typischer werden seine behöften Tüpfel. Schliesslich kommen Zellformen zu Stande, welche in gleichem Maasse als wasserleitende, wie als mechanische Elemente fungiren. Die Zellen sind langgestreckt, prosenchymatisch zugespitzt und besitzen verdickte Wandungen mit grossen, runden Hoftüpfeln. Die Tüpfelmündung ist schief spaltenförmig, wie bei der Magnoliaceengattung Drimys, oder kreisrund, wie im Coniferenholz. Man kann diese Elemente mit Potonié als »Hydrostereiden« bezeichnen; doch ist auch der allgemein übliche Ausdruck »Fasertracheiden« hinlänglich charakteristisch. — Einen weiteren Schritt der Annäherung an den Bau der typischen Wasserleitungsorgane bedeutet es, wenn die Fasertracheiden, wie bei Taxus, mit spiralfaserigen Wandverdickungen versehen sind. Hiermit ist dann schon der Uebergang zu den dickwandigen Gefässen und Tracheiden gegeben, bei welchen die Verdickung der Wände nur mehr ihre mechanische Nebenfunction kennzeichnet (Fraxinus excelsior, Nerium Oleander, Convolvulus Cneorum u. a.). Die relativ zartwandigen Gefässe und Tracheiden repräsentiren dann das Endglied der ganzen Reihe. —

Der besseren Uebersicht halber mögen hier die angeführten Uebergangsformen mit Angabe ihrer Functionen auch in tabellarischer Form zusammengestellt werden.

Bezeichnung der Formen.	Hauptfunction.	Nebenfunction.
1. Libriformfasern mit spaltenförmigen, einfachen Tüpfeln.	Festigung	—
2. Libriformfasern mit kleinen Hoftüpfeln (spaltenförmige Tüpfelcanäle).	Festigung	Wasserleitung.
3. Fasertracheiden (Hydrostereiden); prosenchymatische, dickwandige Elemente mit grossen Hoftüpfeln, ohne spiralfaserige Wandverdickungen.	Kein Unterschied zwischen Haupt- und Nebenfunction; die Elemente sind in gleicher Weise an der Festigung des Organs wie an der Wasserleitung betheiligt.	
4. Fasertracheiden wie vorhin, mit spiraligen Wandverdickungen.		
5. Dickwandige Tracheiden und Gefässe.	Wasserleitung	Festigung.
6. Dünnwandige Tracheiden u. Gefässe.	Wasserleitung	—

Die zweite Reihe von Uebergangsformen im Bau der Elementarorgane des Holzes führt vom typischen Libriform zum dünnwandigen Holzparenchym. Allerdings ist diese zweite Reihe weniger continuirlich, als die erste, doch ist sie immerhin sehr deutlich nachweisbar. Als erste Abweichung vom typischen Libriform, welches ein abgestorbenes Gewebe ist, treten Libriformzellen mit lebendem Plasmakörper auf, welcher die erste Voraussetzung zur Leitung und Speicherung plastischer Baustoffe bildet. Bezüglich ihrer Form und Wandstructur sind diese lebenden Libriformzellen noch vollkommen typisch entwickelt. Die spaltenförmigen, linksschiefen Tüpfel treten aber bisweilen schon vorwiegend an den radialen Wandungen auf, so nach W. Krah bei den Ahorn-Arten. Die nächste Stufe bilden die gefächerten Libriformzellen, wie sie z. B. im Holz der Weinrebe vorkommen. Eine

merkwürdige Mittelform zwischen mechanischen Zellen und Ersatzfasern habe ich im Holze von Cytisus Laburnum beobachtet. Hier giebt es an der Grenze zwischen den breiten Libriformplatten und dem Holzparenchym nicht selten langgestreckte Elemente, welche zur einen Hälfte eine typische, relativ dünnwandige Ersatzfaser, zur anderen Hälfte eine ebenso typische, dickwandige und prosenchymatisch zugespitzte Libriformfaser vorstellen (Fig. 218 *C*). Wir haben hier demnach einen Fall vor uns, in welchem die physiologische Doppelfunction in scharf gesonderten Theilen des Elementarorgans histologisch zum Ausdruck kommt. — Die vorletzten Glieder der Reihe werden von den stärker verdickten Holzparenchymzellen gebildet, wobei die Verdickung ringsum erfolgt (Convolvulus Cneorum), oder sich auf die radialen Wände der im Herbstholze befindlichen Parenchymzellen beschränkt (Magnolia acuminata und tripetala, Liriodendron tulipifera, Gymnocladus canadensis, Amorpha fruticosa, nach de Bary). Auch die bei manchen Pflanzen mit spaltenförmigen Tüpfeln versehenen Ersatzfasern wären hier noch zu nennen. Indem in den letztgenannten Fällen die mechanischen Leistungen der betreffenden Elementarorgane jedenfalls zu einer blossen Nebenfunction herabsinken, bilden diese Zellen den Uebergang zum typischen, relativ dünnwandigen Holzparenchym. — Es möge nun auch die vorstehend geschilderte Reihe von Uebergangsformen tabellarisch zusammengestellt werden:

Bezeichnung der Formen.	Hauptfunction.	Nebenfunction.
1. Libriformfasern mit abgestorbenem Plasmakörper.	Festigung	—
2. Libriformfasern mit lebendem Plasmakörper. a. ungefächert. b. gefächert.	Festigung	Speicherung und Leitung von Kohlehydraten.
3. Zellen, die halb Libriform-, halb Ersatzfasern sind.	Kein Unterschied zwischen Haupt- und Nebenfunction.	
4. Dickwandige Holzparenchymzellen.	Speicherung und Leitung von Kohlehydraten	Festigung.
5. Ersatzfaserzellen mit spaltenförmigen Tüpfeln.	Speicherung und Leitung von Kohlehydraten	Festigung.
6. Dünnwandige Holzparenchymzellen und Ersatzfasern.	Speicherung und Leitung von Kohlehydraten	—

Wie die beiden besprochenen anatomisch-physiologischen Uebergangsreihen im Laufe der phylogenetischen Entwickelung allmählich entstanden sind, ist kaum mehr mit Sicherheit festzustellen. Als sich in der Phylogenie der höher entwickelten Pflanzen das secundäre Dickenwachsthum einstellte, da war die primäre Gewebedifferenzirung aller Wahrscheinlichkeit nach schon so weit fortgeschritten, dass specifisch mechanische, wasserleitende und Kohlehydrate leitende und speichernde Elementarorgane gebildet wurden. Es ist deshalb eine nicht unberechtigte Annahme, dass nach Eintritt des Dickenwachsthums im secundären Holzkörper von Anfang an die genannten drei Haupttypen von Elementarorganen vertreten waren, und dass dann später sowohl mechanische Elemente zu Leitungszwecken, wie auch stoffleitende Elemente zu mechanischen Zwecken herangezogen wurden und eine dementsprechende histologische Umgestaltung erfuhren [8]).

Im Anschluss an die Besprechung der längsverlaufenden Elementarorgane

des Holzkörpers sind noch einige blos auf bestimmte Familien beschränkte Vorkommnisse zu erwähnen. Im Holze der Papayaceen tritt ein reichlich entwickeltes Netz von Milchröhren auf, welches sich zwischen die Zellen des Holzparenchyms verbreitet und überdies auch mit den Gefässen in unmittelbare Berührung tritt. Bezüglich des Vorkommens von Secretionsorganen und Excretbehältern im Holze ist zu erwähnen, dass bei den Coniferen von Holzparenchym umgebene Harzcanäle, bei verschiedenen Leguminosen (Haematoxylon), Vitis u. a. Krystallbehälter vorhanden sind.

Das Gewebe der Holzmarkstrahlen charakterisirt sich bei weitaus den meisten Holzarten als Leitparenchym; die einzelnen Zellen sind im Allgemeinen in radialer Richtung gestreckt, entsprechend der speciellen Aufgabe der

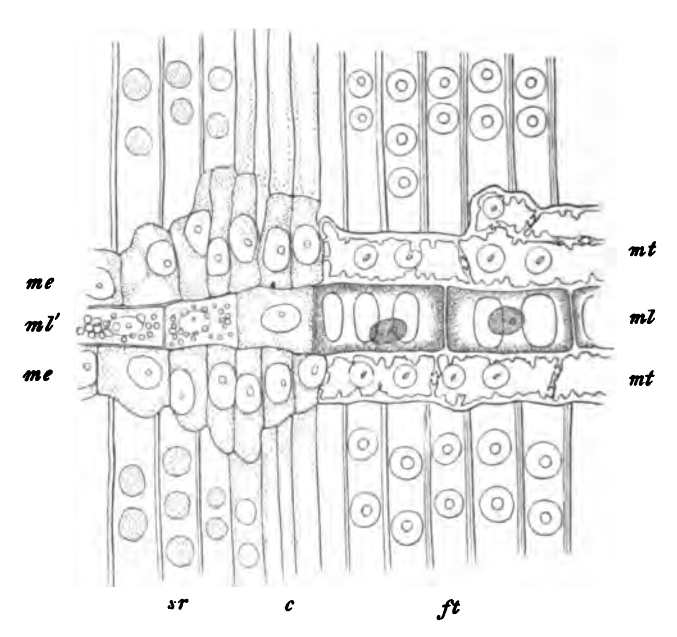


Fig. 219. Sec. Markstrahl eines Astes von Pinus Pumilio (Anfang Juli); *me* eiweissreiche Zellen des Rindenmarkstrahles, *mt* Tracheiden des Holzmarkstrahles, *ml'*—*ml* leitparenchymatische Zellreihe des Markstrahles; *sr* Siebröhren, *c* Cambium, *ft* Fasertracheiden.

Markstrahlen, den Stoffverkehr in radialer Richtung zu vermitteln. Die Zellwände sind gleich denen des Holzparenchyms mehr oder minder verdickt und verholzt, die Querwände reichlich getüpfelt. — Bei den Abietineen, speciell den Pinus-Arten, kommen ausser den parenchymatischen Markstrahlzellen auch noch solche vor, welche ihrem Bau und ihrer Function nach als Tracheiden zu bezeichnen sind (Fig. 219 *ml*). Ihre querleistenförmig verdickten Wände besitzen behöfte Tüpfel. Sie treten zumeist an den Rändern des Markstrahls auf und haben die Aufgabe, eine Wasserbewegung in radialer Richtung zu vermitteln. Bei den Dicotylen sind die mittleren Zellreihen des Markstrahls typisch entwickelt, d. h. radial gestreckt, und dienen in erster Linie der Leitung und Aufspeicherung von stickstofflosen Assimilaten; dies sind die sog. liegenden Markstrahlzellen. Die

den oberen und unteren Rand des Markstrahls einnehmenden Zellen dagegen sind häufig durch grössere Höhe und geringere Länge ausgezeichnet und heissen stehende Markstrahlzellen. Sie vermitteln die Beziehungen des Markstrahls zu den angrenzenden Gefässen und sind mit diesen durch grosse einseitig behöfte Tüpfel verbunden.

Die von de Bary als »locale Hypertrophien der Markstrahlen« gekennzeichneten Markflecke, welche constant im Holze der Alnus- und Sorbus-Arten vorkommen und aus unregelmässig polyedrischen Zellen mit getüpfelten Wänden bestehen, sind wohl in erster Linie als Speichergewebe aufzufassen. Hierfür spricht auch der Inhalt der Zellen, der vorzugsweise von Stärke und Gerbstoff gebildet wird. Inwiefern die Markflecke auch als Secret- und Excretbehälter fungiren oder pathologische Neubildungen sind, mag hier dahingestellt bleiben. Im Coniferenholze entstehen in ihnen öfters hysterogene Harzgänge.

Am Schlusse dieses Capitels ist noch das Durchlüftungssystem des Holzkörpers in Kürze zu besprechen. Dasselbe begleitet als ein zusammenhängendes Netz von engen, lufterfüllten Intercellulargängen das gesammte Leitparenchym des Holzes. Im Markstrahlgewebe besteht es natürlich vorwiegend aus radialen Gängen, im Holzparenchym aus längsverlaufenden engen Canälchen. Uebrigens treten im Holz der Coniferen auch zwischen den Fasertracheiden lufterfüllte Intercellularen auf, die nach Russow bei den Cupressineen und Araucarieen besonders zahlreich und verhältnissmässig weit sind. — Die Intercellulargänge der Markstrahlen zeigen zwei, in functioneller Hinsicht besonders interessante Eigenthümlichkeiten, deren Kenntniss wir gleichfalls Russow verdanken[9]). Wenn die Markstrahlzellen verdickte Wände besitzen, was ja der gewöhnliche Fall ist, so werden diese letzteren auch dort, wo sie an die Intercellularräume grenzen, von Tüpfelcanälen durchsetzt (Larix, Quercus, Fagus, Ulmus, Salix, Populus, Cytisus Laburnum u. a.). Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass diese gegen die lufterfüllten Intercellulargänge orientirten Tüpfelcanäle Durchlüftungszwecken dienen; es wäre dies demnach bis jetzt der einzige sichergestellte Fall, in welchem die Tüpfelcanäle ausschliesslich dazu bestimmt sind, den Gasaustausch zu vermitteln. — Die zweite in physiologischer Hinsicht bedeutungsvolle Eigenthümlichkeit der Markstrahl-Intercellularen des Holzes besteht darin, dass sich dieselben ununterbrochen durch den Verdickungsring hindurch bis in die Intercellularen der Rindenmarkstrahlen fortsetzen und schliesslich in das Durchlüftungssystem der Rinde ausmünden. Da nun das letztere durch die Lenticellen mit der äusseren Atmosphäre communicirt, so gilt das Gleiche auch für das Durchlüftungssystem des Holzes. Klebahn hat diese Folgerung auch experimentell bestätigt; von einem etwa 10 cm langen Zweige von Berberis wurde nahe dem unteren Ende ein 2 cm hoher Rindenring bis auf das Holz entfernt und dann die blossgelegte Partie gleich dem oberen Ende des Zweiges luftdicht verkittet. Die in das untere Zweigende bei Anwendung eines Druckes von 14 cm Quecksilber eingepresste Luft trat aus den Lenticellen des oberen Rindentheiles wieder aus. Da wegen des niederen Druckes an einen Gasdurchtritt durch die Membranen nicht gedacht werden kann, so beweist dieser Versuch die Möglichkeit eines directen Gasverkehrs zwischen der äusseren Luft und dem Durchlüftungssystem des Holzes. Wie Klebahn ferner gezeigt hat, setzen sich die Markstrahl-Intercellularen bei einer Anzahl von

Holzgewächsen, welche der Lenticellen entbehren, durch das Periderm in radialer Richtung fort und vermitteln so die Communication mit der Aussenluft. Hierher gehören die Vitis-Arten, Lonicera Periclymenum, Clematis Vitalba, Philadelphus coronarius.

2. Die Anordnung der Gewebe des Holzkörpers.

Wenn wir die Vertheilung und Anordnung der Elementarorgane des Holzes einer Betrachtung unterziehen, so haben wir uns die Frage vorzulegen, inwiefern 1) diese Anordnung eine blos geometrische, resp. mechanische Folge des Dickenwachsthums und seiner Begleiterscheinungen ist, und 2) in welcher Weise jene Anordnung von der Function der Elementarorgane abhängt und von ihr beherrscht wird.

Im Nachstehenden soll zunächst der erste Theil dieser Doppelfrage seine Beantwortung finden. Ursprünglich sind die jungen Elemente des secundären Holzes, sowie die der Rinde, in radialen Reihen angeordnet. Wenn nun diese Elemente bei ihrem Uebertritt in's Dauerstadium nur in radialer Richtung wachsen, ihre tangentiale Ausdehnung dagegen gar nicht ändern, so bleibt die radiale Anordnung selbstverständlich auch späterhin erhalten. Dies gilt z. B. in der Regel für's Holzparenchym, wenn es in grösseren Massen auftritt, für die Tracheiden und die Markstrahlen. Ebensowenig geht die Anordnung in radiale Reihen dann verloren, wenn die Endflächen der im Längenwachsthum begriffenen Elemente nur gegen die Radialebenen geneigt sind und die Zellenden sich dementsprechend zwischen einander schieben. Aus diesem Grunde sind die Fasertracheiden des Coniferenholzes stets regelmässig radial gereiht; auch das Libriform des Dicotylenholzes zeigt sehr oft das gleiche Verhalten, so z. B. bei Viburnum Opulus, Nerium Oleander, Laurus nobilis, Aesculus Hippocastanum, Paulownia imperialis u. a. — Die ursprünglich radiale Anordnung der Elemente erfährt aber häufig auch beträchtliche Störungen, oder sie wird ganz verwischt. Die Ursache hiervon ist entweder eine bedeutende Zunahme der Weite einzelner Elemente während ihres Uebertrittes in das Dauerstadium, wie z. B. bei allen grossen Gefässen, welche ihre Nachbarelemente theils verschieben, theils zusammendrücken, ja selbst ganz verdrängen; oder die Ursache jener Störungen ist darin zu suchen, dass sich die in die Länge wachsenden Elemente in verschiedenen Richtungen zwischen einander schieben; so verhalten sich z. B. die Libriformzellen von Ulmus suberosa, Morus alba, Celtis australis, Cornus sanguinea, Cytisus Laburnum und anderen Leguminosen.

Wichtiger als die soeben geschilderten Verhältnisse ist für uns der Zusammenhang, welcher zwischen der Vertheilung der Elementarorgane des Holzes und ihrer physiologischen Function besteht. In dieser Hinsicht muss man sich vor Allem gegenwärtig halten, dass im Holzkörper zwei verschiedene Gewebesysteme auftreten; die nächstliegende und wichtigste Forderung, welche ihre Anordnung zu erfüllen hat, wird demnach die sein, dass sich diese beiden Gewebesysteme gegenseitig in ihren Functionen möglichst wenig behindern. Da nun sowohl das mechanische wie auch das Leitungssystem auf Grund ihrer Functionen vor Allem eine ununterbrochene Continuität beanspruchen,

so ist es klar, dass die wechselseitige Durchdringung von Stereom und Mestom zu keiner Zerreissung dieser Gewebesysteme führen darf. Die ein Maschenwerk bildenden Stereomstränge dürfen in ihrem Längsverlaufe keine Unterbrechungen erfahren, und ebensowenig darf irgendwo eine vollständige Isolirung von stoffleitenden Elementarorganen eintreten. Zu jeder Tracheide, jedem Gefässe, sowie auch zu jeder Zelle des Holzparenchyms und der Markstrahlen muss eine directe Stoffzufuhr möglich sein; eine Holzparenchymzelle oder Tracheide, ringsum von mechanischen Fasern umgeben, wäre vollkommen functionsunfähig.

Die Continuität des Leitungssystems im Holz der Dicotylen ist namentlich von Troschel und später von Fr. W. Krah zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht worden[10]). Die beiden genannten Autoren haben gezeigt, dass die vom anatomisch-physiologischen Standpunkte aus erhobene Forderung der Continuität des Mestoms vom Holzkörper der dicotylen Laubbäume in sehr vollkommener Weise erfüllt wird. Diese Continuität macht sich in dreifacher Hinsicht geltend: 1) durch den longitudinalen Zusammenhang und die seitliche Communication der Gefässe und Tracheiden; 2) durch den in longitudinaler und tangentialer Richtung stattfindenden Anschluss des Holzparenchyms an die Markstrahlen; und 3) durch den gleichfalls stets nachweisbaren Zusammenhang des Leitparenchyms (Holzparenchym und Markstrahlen) mit den Gefässen.

Was den ersten dieser drei Punkte betrifft, so ist zu betonen, dass, abgesehen von dem selbstverständlichen Zusammenhang in longitudinaler Richtung, die wasserleitenden Röhren auch in tangentialer Richtung miteinander communiciren. Dies tritt in anatomischer Hinsicht namentlich dann hervor, wenn das Wasserleitungssystem des Holzes theilweise oder ausschliesslich aus Fasertracheiden besteht; die Hoftüpfel derselben treten hauptsächlich an den radialen Wänden auf, woraus hervorgeht, dass die Wasserleitung in tangentialer Richtung so sehr als möglich erleichtert werden soll. Es liegt dies auch im Interesse des Baumes; denn wenn der Stamm auf irgend einer Seite verletzt und der Wasserstrom unterbrochen wird, oder wenn das Wurzelsystem eine ungleiche Ausbildung zeigt, so werden die Folgen der ungleichen Wasserzufuhr, welche sich in der Ausbildung der Krone äussern müssten, durch die leichte Beweglichkeit des Wassers in tangentialer Richtung fast gänzlich paralysirt. Wir begegnen demnach im Bau des Holzkörpers ähnlichen Einrichtungen, wie beim primären Bündelverlaufe. Dort sind es die Hoftüpfel der radialen Wandungen, hier die tangential verlaufenden Bündelanastomosen, welche dem vorhin erwähnten Zwecke dienen.

Wir wenden uns jetzt dem zweiten Punkte zu, d. i. dem Zusammenhang zwischen Holzparenchym und Markstrahlen. Doch haben wir vorerst noch Einiges über die Grössenverhältnisse letzterer einzuschalten. Im einfachsten Falle ist der Markstrahl blos eine Zelllage breit und hoch, d. h. eine einfache Zellreihe; viel häufiger sind schon jene Markstrahlen, welche auf Tangential- und Querschnitten zwar gleichfalls nur einreihig sind, deren Höhe dagegen mehrere Zellen beträgt; hierher gehören z. B. die Markstrahlen der meisten Coniferen. Im Uebrigen schwankt die Höhe und Breite der Markstrahlen zwischen weiten Grenzen; breitere Strahlen sind natürlich stets mehr- bis vielreihig, und auch die

Höhe derselben kommt oftmals durch eine beträchtliche Anzahl von Zellen zu Stande. Je schmäler und niedriger die Markstrahlen eines Holzes sind, desto zahlreicher treten sie im Allgemeinen auf, ein Verhältniss, welches physiologisch keiner weiteren Erörterung bedarf.

Die von den Markstrahlen, speciell den liegenden Markstrahlzellen, repräsentirten, radialen Leitungsbahnen werden vom Holzparenchym in tangentialer wie in longitudinaler Richtung miteinander in Verbindung gesetzt. Mehr oder minder breite tangentiale Binden aus Holzparenchym erstrecken sich von Markstrahl zu Markstrahl (Fig. 220), und die besonders reiche Tüpfelung der radialen Wände deutet an, dass in diesen Binden die Stoffleitung nicht blos die longitudinale, sondern erforderlichen Falles auch die tangentiale Richtung einschlägt. Wenn auf einem bestimmten Querschnitte einzelne kurze Binden blos auf einer Seite sich an einen Markstrahl lehnen (Fig. 220) oder auch auf keiner Seite sich mit einem solchen in Verbindung setzen, so darf man sicher sein, dass bei der in verschiedenen Höhen wechselnden Lage der Markstrahlen die betreffenden Binden in einer höheren oder tieferen Querschnittsebene eine Brücke zwischen zwei Markstrahlen bilden. Ebenso ist die Isolirung einzelner Holzparenchymzellreihen nur eine scheinbare. Verfolgt man dieselben, wie dies Krah und Troschel gethan, in ihrem Längsverlaufe, so sieht man deutlich, wie sich die Parenchymzellreihe an einzelne Markstrahlen seitlich anlegt oder dieselben ununterbrochen durchzieht. In solchen Fällen wird durch das Holzparenchym eine longitudinale Verbindung zwischen den Markstrahlen hergestellt. Wir sehen also, dass das gesammte Leitparenchym des Holzes zwar nicht in jeder Querschnittsebene, dagegen stets im Raume, ein zusammenhängendes System bildet.

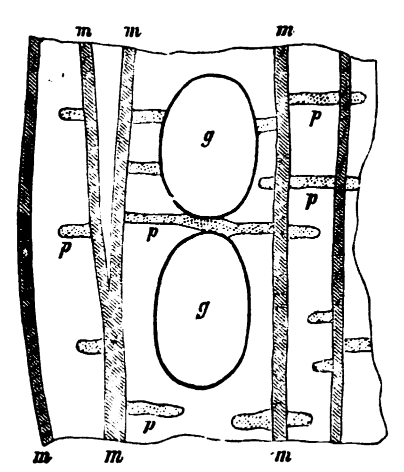


Fig. 220. Schematische Darstellung des allseitigen Zusammenhanges der Hadromelemente im Holze von Casuarina (nach Wiesner). *gg* Gefässe, *mm* Markstrahlen, *pp* Holzparenchymlamellen. Alle Zwischenräume werden von mechanischen Zellen (Libriform) ausgefüllt.

Wir haben jetzt noch den Zusammenhang des Holzparenchyms und der Markstrahlen mit den Gefässen zu besprechen. Bezüglich des Holzparenchyms lassen sich in dieser Hinsicht zwei Haupttypen unterscheiden. Wenn dasselbe in Form von tangentialen Binden auftritt, so lehnen sich die Gefässe an diese Binden an oder erscheinen in dieselben eingebettet. Sanio spricht in diesem Falle von »metatrachealem« Parenchym (Fig. 222; Acacia albicans, Celtis trinervia, Ficus elastica, Magnolia grandiflora, Castanea vesca, Juglans regia, Quercus pedunculata u. a.). Dem zweiten Haupttypus gehören jene Fälle an, in welchen das Holzparenchym, ohne tangentiale Schichten zu bilden, die Gefässe ganz oder theilweise umgiebt: Sanio's »paratracheales« Parenchym (Fig. 221; Acacia Sophora und floribunda, Caesalpinia echinata, Capparis-Arten u.a.). Da sich diese beiden Anordnungstypen in der verschiedenartigsten Weise combiniren

und ineinander übergehen können, so kommt auf diese Weise eine grosse Mannigfaltigkeit der Querschnittsbilder zu Stande, welche Krah durch Aufstellung zahlreicher Untertypen systematisch zu ordnen versucht hat.

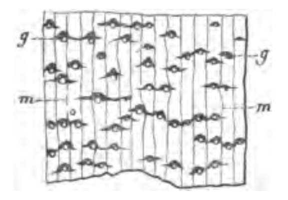


Fig. 221. Querschnitt durch das Holz von Copaifera bracteata Benth. (Amaranthholz). *mm* Markstrahlen, *gg* Gefässe, nach der Rindenseite hin von Holzparenchym umgeben (Loupenansicht). Nach Wiesner.

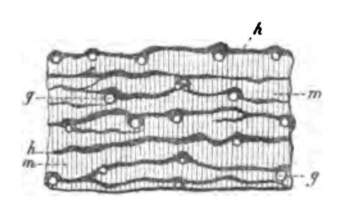


Fig. 222. Querschnitt durch das Holz von Pterocarpus santalinus (Sandelholz). *mm* Markstrahlen, *gg* Gefässe, *hh* Holzparenchym (Loupenansicht). Nach Wiesner.

Den Zusammenhang der Markstrahlen mit den Gefässen und Tracheiden hat namentlich Paul Schulz [11]) genauer studirt. Wie bereits oben erwähnt wurde, trifft man in den Markstrahlen vieler Abietineen zweierlei Zellen an; gewöhnliche Markstrahlzellen (Leitparenchym) und wasserleitende Tracheiden. Dass nun die letzteren mit den längsverlaufenden Fasertracheiden durch behöfte Tüpfel communiciren, ist ohne weiteres verständlich und entspricht der geforderten Continuität des Wasserleitungssystems im Holze. Allein auch die typischen Markstrahlzellen stehen mit den angrenzenden Fasertracheiden durch mehr oder minder grosse Poren in Verbindung. Von besonderer Grösse sind dieselben bei den Pinusarten, wo sie beinahe die ganze Breite der Markstrahlzellen einnehmen (Fig. 219 *ml*). Da diese grossen Tüpfel die Festigkeit der Tracheiden-Wände bedeutend verringern, so wird die Gefahr des Eingedrücktwerdens, welcher die abgestorbenen Tracheiden seitens der turgescirenden Markstrahlzellen ausgesetzt sind, durch auffällige Querversteifungen beseitigt. Dieselben bestehen aus einem kurzen Mittelstück, welches an seinen Enden je eine Scheibe trägt. Im Längsschnitt erscheint demnach die Versteifung in Form eines liegenden Doppel-T (⊢⊣), dessen seitliche Balken, d. h. die Scheiben, den Längswänden der Tracheiden angefügt sind.

Auch bei den Dicotylen treten die Markstrahlzellen mit den angrenzenden Gefässen durch Tüpfel in Verbindung. Dies gilt besonders von den an den Rändern des Markstrahls befindlichen, stehenden Markstrahlzellen, sofern solche überhaupt unterscheidbar sind. Die Tüpfel sind bei den Gattungen Salix und Populus von elliptischem Umriss und andeutungsweise behöft. Bei den Cupuliferen, welchen sich zahlreiche andere Bäume und Sträucher anschliessen, sind die Tüpfel einfach und wie bei Salix und Populus ziemlich gross. Noch bedeutendere Dimensionen zeigen dieselben bei Morus alba, Aristolochia Sipho, Vitis vinifera und Staphylea pinnata; ihr Durchmesser erreicht hier 0,01—0,012 mm; sie stellen in der Flächenansicht nicht mehr Kreise oder Ellipsen, sondern langgezogene, unregelmässige Figuren dar. Dagegen besitzen die Rosaceen, verschiedene Pomaceen und Leguminosen an den in Rede stehenden Wandungen einfache, kleine Tüpfel von regelloser Vertheilung.

Wie haben wir nun den vorstehend geschilderten Zusammenhang zwischen Leitparenchym und Gefässen (resp. Tracheiden) physiologisch zu deuten? Aus den anatomischen Thatsachen geht so viel hervor, dass entweder das Holzparenchym und die Markstrahlen an der Leitung des Wassers, oder umgekehrt die Gefässe und Tracheiden an der Leitung der Kohlehydrate betheiligt sind; da sich diese beiden Beziehungen gegenseitig nicht ausschliessen, so ist es immerhin möglich, dass sie in Wirklichkeit beide zur Geltung kommen. Was die eventuelle Betheiligung des Leitparenchyms an der Wasserleitung betrifft, so ist darauf schon im VII. Abschnitt (S. 276) hingewiesen worden. Hier wäre zunächst noch hinzuzufügen, dass die Herstellung des Blutungsdruckes in den Wasserleitungsröhren des Holzkörpers, der nicht nur in Wurzeln, sondern auch in Stämmen und Aesten entstehen kann, die unmittelbare Nachbarschaft der wasserleitenden Elemente mit lebenden Parenchymzellen zur nothwendigen Voraussetzung hat. Mit dem Blutungssafte kann aber im Frühjahr, wenn sich die im Holzparenchym und in den Markstrahlen aufgespeicherte Stärke in Zucker verwandelt, auch dieser in das wasserleitende Röhrensystem osmotisch hineingepresst werden und in demselben mit dem Transpirationsstrom in die wachsenden Sprosse gelangen. Dass die Gefässe verschiedener Bäume im Frühlinge thatsächlich mit zuckerhaltigem Safte erfüllt sind, ist ja schon längst zur Genüge bekannt. So enthält der Blutungssaft von Acer saccharinum nach Clark 3,57 %, von Acer platanoides nach Schröder 1,15—3,44 % Zucker[12]). Derselbe kann selbstverständlich nur aus dem Holzparenchym und den Markstrahlen stammen, welche im Winter als Speichergewebe für Stärke fungirten. So wie im Sommer das Wasser mit den gelösten Nährsalzen vom Parenchym der functionirenden Wurzeln in das leitende Röhrensystem gepresst wird und von hier aus als Transpirationsstrom in die assimilirenden Blätter gelangt, ebenso wird im Frühjahr gelöstes plastisches Baumaterial aus dem Holzparenchym und den Markstrahlen in das Wasserleitungssystem gepresst, um in demselben viel rascher, als es im Leitparenchym auf rein osmotischem Wege möglich wäre, den wachsenden Laub- und Blüthensprossen zugeleitet zu werden. Wir haben es hier also mit einer Nebenfunction des Wasserleitungssystems zu thun, welche allein die so rasche Entfaltung der Laub- und Blüthenorgane im Frühjahre ermöglicht.

Die Richtigkeit dieser bereits in der I. Auflage dieses Buches bestimmt formulirten Ansicht ist später durch die eingehenden Untersuchungen A. Fischer's[13]) bestätigt worden, welcher den Nachweis erbracht hat, dass bei der Mehrzahl unserer Laubbäume und Coniferen die Gefässe und Tracheiden im Frühjahre durch einen ansehnlichen Glycosegehalt ausgezeichnet sind. Schon während der Blutungsperiode findet eine starke Zunahme des Glycosegehaltes statt, der eine weitere Vermehrung folgt, wenn Anfang Mai die Reservestärke gelöst wird; jetzt sind die Gefässe am zuckerreichsten. Im Sommer geht dann der Glycosegehalt wieder zurück, doch sind die Gefässe auch noch im Winter glycosehaltig. Die Aufwärtswanderung der Glycose mit dem Transpirationsstrome suchte A. Fischer durch folgendes Experiment zu beweisen. Vierjährige blattlose Aststücke von Acer dasycarpum, deren gesammte Reservestärke in der zweiten Maihälfte in Glycose verwandelt war, wurden mit einer Schnittfläche in Wasser gestellt; in einem 16 cm langen Aststücke trat schon nach 17 Stunden

unter der oberen Schnittfläche an der Markgrenze und in den Markstrahlen Stärkebildung auf, in einem 8 cm langen Stücke schon nach 5 Stunden. Das Resultat war das gleiche, auch wenn die Zweigstücke umgekehrt, mit dem basalen Ende nach oben, in Wasser gestellt wurden; es wird von Fischer so gedeutet, dass das emporsteigende Wasser aus der Basis des Aststückes Glycose mit emporführt. Da nun im oberen Theil ein Verbrauch derselben nicht erfolgt, so wandelt sie sich in transitorische Stärke um.

Da nach Th. Hartig's und Fischer's Versuchen in der secundären Rinde zwar eine Abwärtsbewegung, doch keine Emporwanderung von Kohlehydraten stattfindet, so nimmt Fischer an, dass die Gesammtmenge der im Holzkörper und auch in der Rinde abgelagerten Assimilate, sofern sie nicht zu Athmungs- und Wachsthumszwecken an Ort und Stelle verbraucht werden, im Frühjahr mit dem Transpirationsstrom in den Gefässen und Tracheiden emporgeführt wird. Die Betheiligung des Holzparenchyms an der Längsleitung der Kohlehydrate wird aber immerhin noch zu erwägen und durch neue Versuche näher zu beleuchten sein.

3. Der Jahresring.

In der gemässigten Zone wird das Dickenwachsthum der Bäume und Sträucher alljährlich durch die kalte Jahreszeit unterbrochen; der in einer Vegetationsperiode gebildete Zuwachs des Holzes, welcher sich von der vorausgegangenen und der ihm nachfolgenden Zuwachszone anatomisch meist deutlich abgrenzt, wird desshalb als Jahreszone oder Jahresring bezeichnet. Seine Grenzschichten werden Frühlingsholz und Herbstholz genannt. Auch tropische Holzgewächse können Jahresringe entwickeln, wenn durch Eintritt einer regelmässigen Trockenperiode die Vegetation unterbrochen wird.

Bei den vertical aufrechten Stämmen und Aesten pflegt der einzelne Jahresring ringsum von gleicher Breite zu sein. Abweichungen von dieser Regel sind mit wenigen Ausnahmen auf äussere Einflüsse zurückzuführen. Ebenso beruht die ungleiche Dicke der aufeinanderfolgenden Jahresringe desselben Stammquerschnittes auf der Ungleichheit der allgemeinen Ernährungsverhältnisse in den betreffenden Wachsthumsperioden, so dass z. B. ein Sommer, in welchem die Laubkrone des Baumes durch Insectenfrass litt, im Holzkörper durch einen schmalen Jahresring angezeigt wird, während in Vegetationsperioden, die der Entwickelung der Laubkrone günstig waren, entsprechend breite Jahresringe sich ausbilden. Auf diese Weise kommt die ganze Wachsthumsgeschichte der Krone in der wechselnden Breite der Jahresringe des Stammes zum Ausdruck. — Bei den schiefen und horizontalen Aesten und Wurzeln zeigt jeder einzelne Jahresring in der Regel eine ungleiche Ausbildung, indem er entweder auf der Oberseite des Astes oder der Wurzel breiter wird (Acer, Alnus, Carpinus, Corylus, Cytisus Laburnum, Fagus, Tilia, Robinia und zahlreiche andere Laubhölzer), oder auf der Unterseite im Wachsthum gefördert ist (Coniferen, Buxus sempervirens, Viscum album)[14]). Im ersteren Falle spricht C. Schimper, der dieses excentrische Dickenwachsthum zuerst genauer studirt hat, von epinastischen Zweigen, im letzteren Falle von hyponastischen Zweigen und Aesten.

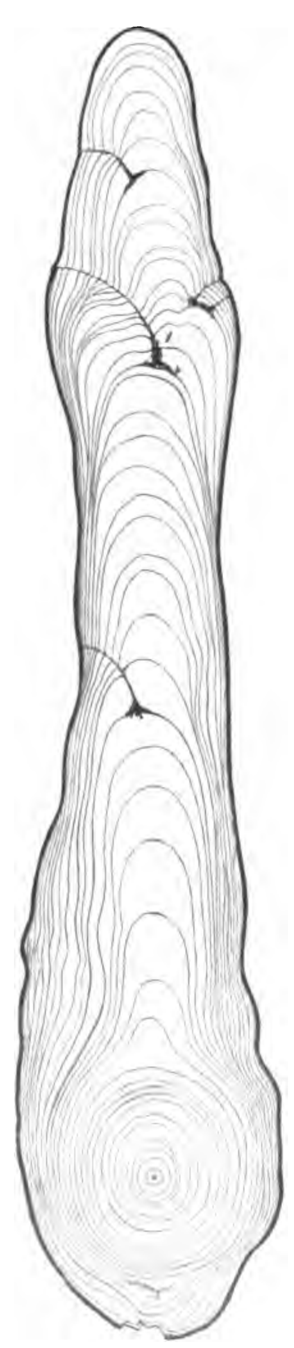


Fig. 223. Querschnitt durch eine Bretterwurzel von Parkia africana, c. 1/6 der natürlichen Grösse. (Vgl. den Text.)

Wiesner hat für die in Rede stehenden Erscheinungen die Ausdrücke Epitrophie und Hypotrophie in Vorschlag gebracht.

Die Ursachen dieses ungleichen Wachsthums der Ober- und Unterseite sind gegenwärtig noch nicht vollkommen aufgeklärt. Verschiedene Forscher führen es auf einen Einfluss der Schwerkraft zurück; andere machen auch das verschiedene Maass von Wärme, Licht und Feuchtigkeit, welches Ober- und Unterseite des Astes empfangen, dafür verantwortlich. Von Wiesner wurde schliesslich gezeigt, dass die einseitige Wachsthumsförderung auch auf inneren Gründen beruhen kann. Zwingt man nämlich einen Seitenspross der Tanne zu verticaler Entwicklung, so wird trotzdem die morphologische Unterseite des Sprosses (die von der Mutterachse abgewendete Seite) im Dickenwachsthum gefördert (Exotrophie). Bei horizontaler Lage des Sprosses kommt aber überdies noch der Einfluss der Schwerkraft zur Geltung.

Ob mit dem epinastischen oder hyponastischen Dickenwachsthum der Zweige und Aeste ein biologischer Vortheil verbunden ist, lässt sich nicht sagen. Dagegen ist die so enorme Epinastie der Bretterwurzeln vieler tropischer Bäume (Ficus-Arten, Sterculia, Canarium commune, Parkia africana u. v. a.) eine zweckmässige Erscheinung, da sie die bretterförmige Gestalt dieser als mächtige Versteifungsplatten des Stammes dienenden Wurzeln herbeiführt. Ein von mir aus Buitenzorg mitgebrachter Querschnitt einer Bretterwurzel von Parkia africana ist 104 cm hoch, das organische Centrum der Wurzel ist von der unteren Kante blos 12 cm, von der oberen 92 cm, weit entfernt (Fig. 223). Im Bereich der ersten 12 Jahresringe ist die Epinastie noch wenig ausgeprägt (Gesammtdicke oben 9 cm, unten 6,5 cm). Mit dem 13. Jahresringe beginnt aber das enorme Dickenwachsthum der oberen Wurzelkante; derselbe ist oben 40 mm, seitlich 5 mm und unten blos 2,5 mm breit. Die grösste Dicke zeigen

oberseits der 15. und 16. Jahresring (57 mm, resp. 60 mm). Bemerkenswerth ist, dass sich vom 15. Jahresringe an auch Hyponastie einstellt, die allerdings gegenüber der fortdauernd mächtigen Epinastie kaum in Betracht kommt. Es frägt sich, ob sie im vorliegenden Falle überhaupt ein normaler Wachsthumsvorgang war. Auch lässt sich an dem besprochenen Querschnitte nicht entscheiden, ob bei so stark excentrischem Dickenwachsthum sämmtliche Jahresringe ringsum geschlossen sind, oder ob sie sich nicht zum Theile nach unten zu auskeilen.

Die mehr oder minder deutliche Abgrenzung der Jahresringe auf dem Stammquerschnitt beruht auf dem ungleichen Bau des Frühlings- und Herbstholzes. Diese Ungleichheit kann auf zweierlei Art zu Stande kommen: 1) durch eine verschiedene Vertheilung der Elementarorgane im Jahresringe und 2) durch eine verschiedene Form und Ausbildung der gleichnamigen Gewebselemente im Frühlings- und Herbstholz. Sehr häufig combiniren sich diese beiden Momente.

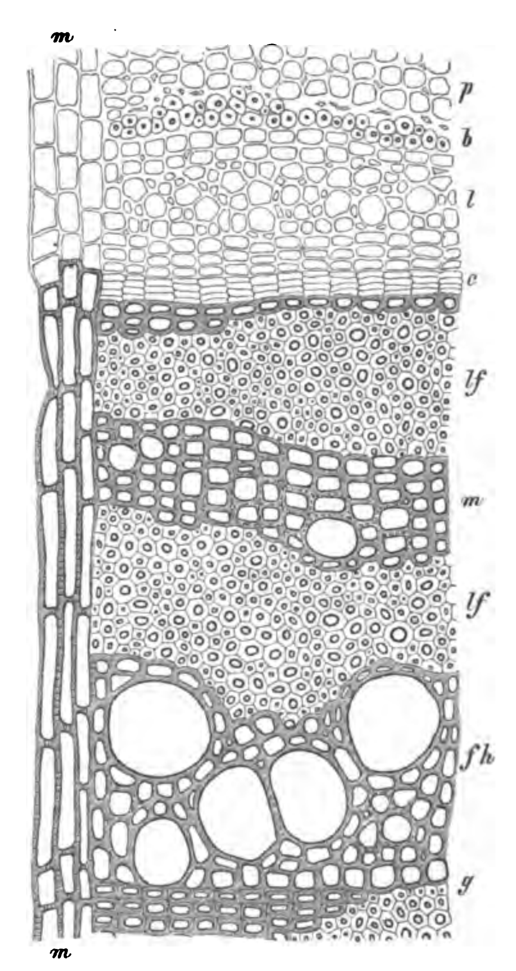


Fig. 224. Theil eines Querschnittes durch Holz und Rinde eines 12jährigen Astes von Cytisus Laburnum (Ende October). *g—c* jüngster Jahresring, *fh* Frühlingsholz desselben mit grossen Gefässen; darunter vorjähriges Herbstholz mit tangential abgeplatteten Holzparenchymzellen.

Das Frühlingsholz ist in der Regel reicher an Gefässen und Tracheiden als das Herbstholz. Hierzu kommt meist noch die um Vieles grössere Weite der Gefässe, so dass der poröse lockere Bau des Frühlingsholzes schon hierdurch seine Erklärung findet. Ueberdies sind die Elemente des Frühlingsholzes gewöhnlich dünnwandiger, als die des Herbstholzes, ein Unterschied, der um so auffälliger sich geltend macht, als im Herbstholze die radialen Durchmesser der Elemente meist ansehnlich verkürzt sind, so dass eine tangentiale Abplattung der letzteren zu Stande kommt (Fig. 224, 225). Je gleichartiger der Bau des Holzes in Bezug auf seine Elementarorgane ist, desto deutlicher treten die angeführten Unterschiede hervor; so z. B. bei den Coniferenhölzern. In einem 30jährigen

normal gewachsenen Stamm von Pinus silvestris war nach Mohl der radiale Durchmesser der Fasertracheiden des Frühlingsholzes im Durchschnitt 3,6 mal so gross, als der gleiche Durchmesser der Herbstholz-Tracheiden. Die Abplattung der letzteren, ausgedrückt durch das Verhältniss des radialen zum tangentialen Durchmesser, betrug im Durchschnitt 2 : 5, und die Wanddicke der Herbstholztracheiden belief sich auf das 1,6-fache der Wanddicke im Frühlingsholz.

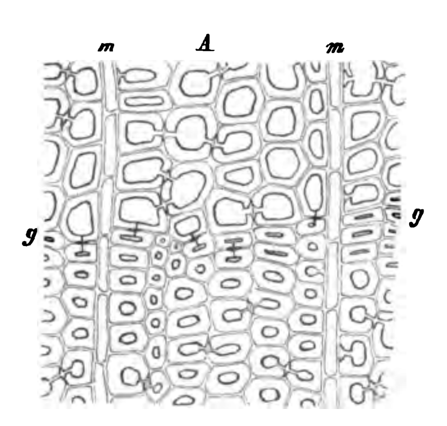


Fig. 225. Querschnitt durch das Holz von Taxus baccata; g—g Grenze zwischen Herbst- und Frühlingsholz; m Markstrahlen.

Durch verschiedene histologische Einrichtungen ist dafür gesorgt, dass die stoffleitenden Elemente der aufeinanderfolgenden Jahresringe in radialer Richtung miteinander communiciren. Bei den Gymnospermen treten an der Jahresringgrenze auch an den tangentialen Wänden der Tracheiden Hoftüpfel auf (Fig. 225); bei Pinus, wo solche Tangentialtüpfel fehlen, besorgen die Tracheiden der Markstrahlen die Wasserleitung in radialer Richtung. Bei den Dicotylen erfolgt nach Gnentzsch [15]) und Strasburger der Anschluss der Wasserleitungsröhren aufeinanderfolgender Jahresringe entweder in der Weise, dass sich im Herbstholz vereinzelte enge Gefässe direkt an die neuen Gefässe des Frühlingsholzes anlegen, oder die Verbindung der Gefässe verschiedener Jahresringe wird durch radiale Tracheidenreihen hergestellt; zuweilen lässt sich auch Beides beobachten. Die Communication wird aber stets durch Hoftüpfel, niemals durch wirkliche Poren vermittelt. Nach Gnentzsch steht auch das Holzparenchym benachbarter Jahresringe in radialer Verbindung.

Zahlreich sind die Versuche, die Jahresbildung entwickelungsmechanisch zu erklären, die wirkenden Ursachen dieser Erscheinung festzustellen [16]). Sachs und de Vries haben den Unterschied im Bau des Herbst- und Frühlingsholzes auf ein verschiedenes Maass der tangentialen Rindenspannung zurückzuführen versucht, eine Annahme, die von Krabbe durch den experimentellen Nachweis widerlegt worden ist, dass die tangentiale Rindenspannung und mithin auch der Radialdruck der Rinde im Herbste annähernd ebenso gross ist, als im Frühjahr. Russow hat die Vermuthung geäussert, dass grösserer oder geringerer Turgor die Ursache der verschiedenen Ausbildung von Frühlings- und Herbstholz sei; dementgegen lehrten plasmolytische Versuche von Wieler, dass der hydrostatische Druck zur Zeit der Herbstholzbildung in den Jungholzzellen nicht geringer ist, als zur Zeit der Frühlingsholzbildung. R. Hartig und Wieler suchten dann die Jahresringbildung auf Ernährungsvorgänge zurückzuführen, wobei sie aber zu gerade entgegengesetzten Anschauungen gelangten: R. Hartig erklärt das Herbstholz für besser ernährt als das Frühlingsholz, während Wieler annimmt, dass schlechte Ernährung und geringere Wasserzufuhr die Bildung von Herbstholz begünstige. Auch Lutz ist theilweise dieser

Ansicht, indem er behauptet, dass bei der Kiefer ein hoher Wassergehalt der Rinde und Jungholzregion die »Ursache« der Bildung von Frühlingsholz sei.

Eine entwickelungsmechanische Erklärung der Jahresringbildung halte ich mit Krabbe und Jost derzeit für unmöglich. Die verschiedene Ausbildung von Frühlings- und Herbstholz ist in dieser Hinsicht mit anderen, periodisch wechselnden Wachsthumserscheinungen auf gleiche Stufe zu stellen, in deren Mechanik uns vorläufig nicht der geringste Einblick gegönnt ist.

Eine andere Frage ist es natürlich, ob der verschiedene Bau von Frühlings- und Herbstholz vom Nützlichkeitsstandpunkte aus einer Erklärung zugänglich ist? Nach dem, was wir bis jetzt über die Function der Elementarorgane des Holzes wissen, dürfte auf diese Frage eine bejahende Antwort zu geben sein. In jedem Jahre vergrössert sich die transpirirende Laubkrone des Baumes. Als nächstes Bedürfniss nach dem Wiedererwachen der Vegetation im Frühjahre stellt sich demnach eine Vermehrung der Wasserleitungsbahnen heraus. Diesem Bedürfnisse wird im Frühjahr und Frühsommer durch die Bildung des gefässreichen Frühlingsholzes entsprochen. Wenn dann in den heissesten Sommermonaten, im Juli und August, die Transpiration der Laubkrone ihr Maximum erreicht, dann ist die Vermehrung der Leitungsbahnen des Wassers bereits erfolgt, die neuen Gefässe sind schon functionstüchtig geworden. Nunmehr kann die Pflanze auf die Erhöhung der Festigkeit ihres Stammes bedacht sein; Libriformstränge werden gebildet, und im Herbstholz wird durch die tangentiale Abplattung seiner Elemente und durch die Verdickung der Wandungen der mechanisch wirksame Theil des Jahresring-Querschnittes möglichst vergrössert.

Diese anatomisch-physiologische Erklärung der Jahresringbildung habe ich mit den vorstehenden Worten bereits in der I. Auflage dieses Werkes mitgetheilt. Später haben auch R. Hartig und Strasburger sich zu der gleichen Ansicht bekannt.

Dass die Bildung von Frühlings- und Herbstholz mit seinen charakteristischen Unterschieden thatsächlich ein im Haushalt der ganzen Pflanze begründeter Vorgang ist, ergiebt sich auch aus der bisweilen zu beobachtenden Verdoppelung des Jahresringes, welche bereits von Unger und in neuerer Zeit von Kny, Wilhelm und Jost[17]) studirt wurde. Eine solche Verdoppelung des Jahresringes, d. h. die Bildung zweier mehr oder minder deutlich abgegrenzter Zuwachszonen in einer Vegetationsperiode, tritt in der Regel dann ein, wenn durch Frost, Insectenfrass oder andere schädliche Einflüsse das junge Laub eines Baumes vernichtet wird und noch in der nämlichen Vegetationsperiode die Wiederbelaubung des Baumes durch Entfaltung der für das nächste Jahr bestimmt gewesenen Knospen erfolgt. Es geht daraus, wie neuerdings Jost betont hat, mit Sicherheit hervor, dass zwischen Blattbildung, resp. Knospenentfaltung und Jahresringbildung eine Correlation besteht, welche selbstregulatorische Vorgänge ermöglicht.

4. Normale Veränderungen in der Beschaffenheit des Holzes.

Im Laufe des Dickenwachsthums treten im Bau und in der sonstigen Beschaffenheit des Holzkörpers gewisse Veränderungen ein, welche theils die

successive neu angelegten Zuwachszonen betreffen, theils die älteren Partien des Holzkörpers.

In die erste Reihe dieser Veränderungen gehört als auffälligste Erscheinung die in den aufeinander folgenden Jahresringen zunehmende Länge und Weite der gleichnamigen Elementarorgane. Namentlich sind es die mechanisch wirksamen Elemente, seien es nun typische Libriformzellen oder Fasertracheiden, deren durchschnittliche Grösse durch eine Reihe von Jahren beträchtlich zunimmt, bis schliesslich eine bestimmte, von nun an constant bleibende Grösse erreicht ist. Diese allgemeine Regel erfährt in den verschiedenen Höhen des Stammes, in den Aesten, Zweigen und Wurzeln desselben Baumes eine verschiedene Durchführung, auf deren Einzelheiten in diesem Buche nicht näher eingegangen werden kann. Die zahlreichsten und sorgfältigsten Messungen wurden in dieser Hinsicht von Sanio angestellt, speciell an Pinus silvestris[18]). Zur Illustrirung der Längen- und Breitenzunahme, welche die Fasertracheiden des Herbstholzes dieser Conifere in den successiven Jahresringen erfahren, sei hier eine der von Sanio zusammengestellten Tabellen mitgetheilt, welche sich auf eine 72jährige Querscheibe bezieht, die dem 110jährigen Hochstamm in einer Höhe von ca. 12 m über dem Boden entnommen wurde.

Nummer des Jahresringes	Mittlere Breite der Fasertracheiden in mm.	Mittlere Länge der Fasertracheiden in mm.
1	0,017	0,95
17	—	2,74
19	—	3,13
31	—	3,69
37	—	3,87
38	—	3,91
39	—	4,00
40	—	4,04
43	—	4,09
45	—	4,21
46	—	4,21
72	0,032	4,21

Im 45. Jahresringe hatte also die Länge der Fasertracheiden ihre grösste, von nun an constant bleibende Zunahme erfahren. Diese grösste Länge betrug mehr als das 4 fache der Anfangslänge im 1. Jahresringe.

In den Dicotylen-Hölzern zeigen die Libriformzellen die grösste Längenzunahme. Die Gefässglieder und Tracheiden verlängern sich weniger auffällig, und die Zellen des Holzparenchyms behalten ihre anfängliche Länge. So waren z. B. nach Sanio die Libriformfasern eines 130jährigen Stammes von Quercus pedunculata im 1. Jahresringe durchschnittlich 0,42, in den drei äussersten Ringen 1,22 mm lang. Die Anfangslänge der Tracheiden betrug 0,39 mm, ihre grösste Länge 0,72 mm. Die Libriformfasern hatten sich also fast um das 3fache, die Tracheiden nicht einmal um das Doppelte verlängert.

Auf die Längenzunahme der Holzelemente in den successiven Zuwachszonen ist es wahrscheinlich zurückzuführen, dass der in den ersten Jahresringen zu beobachtende Längsverlauf der Elemente allmählich in eine tangentialschiefe Stellung übergeht. A. Braun[19]) hat diese schiefe Stellung, deren Zustandekommen übrigens noch nicht ganz aufgeklärt ist, bei 111 von 167 Arten gymnospermer und dicotyler Holzgewächse nachgewiesen. Der Winkel, unter dem die Fasern von der longitudinalen Richtung abweichen, beträgt nach A. Braun gewöhnlich blos 4—5°; doch erreicht er bei einzelnen Hölzern auch namhaft höhere Werthe: 10—20° bei Aesculus Hippocastanum, bis 30° bei Syringa vulgaris, bis 40° bei Sorbus aucuparia und als grösste Abweichung bis 45° bei Punica Granatum.

Fragen wir nun schliesslich nach dem Vortheil, welcher der Pflanze aus der besprochenen Längenzunahme der Holzelemente und aus der wahrscheinlich damit zusammenhängenden schrägen Faserung erwächst, so wird die Antwort hierauf schon durch den oben erwähnten Umstand nahegelegt, dass jene Längenzunahme vor Allem die mechanisch wirksamen Elementarorgane des Holzkörpers betrifft. Dass die Widerstandsfähigkeit des Stereoms mit der Länge der mechanischen Zellen zunimmt, bedarf keiner näheren Ausführung. Doch auch der schräge Verlauf der Fasern wird wahrscheinlich die Festigkeit des Stammes erhöhen, da bei Biegungen desselben die schiefen Fasern der Zugseite nur von einer durch die Grösse des Abweichungswinkels bestimmten Componente der parallel zur Stammachse wirkenden Zugkraft auf Zerreissfestigkeit in Anspruch genommen werden, während die andere, senkrecht zum Faserverlauf gerichtete Componente die mechanischen Zellen auf Schubfestigkeit beansprucht. — So wiederholt der ganze Holzkörper mit seinem schrägen Faserverlaufe im Grossen, was die einzelne, specifisch mechanische Zelle mit dem schiefen Verlaufe ihrer Molekularreihen im Kleinen zeigt.

Wir gehen nun zur zweiten Reihe normaler Veränderungen in der Beschaffenheit des Holzkörpers über, welche die älteren Partien desselben betreffen[20]). Nur bei wenigen Laubbäumen zeigt das Holz auf dem ganzen Stammquerschnitte dieselbe Beschaffenheit wie die jüngeren Zuwachszonen; hierher gehören z. B. Acer pseudoplatanus und platanoides, Buxus sempervirens, Betula alba, Populus tremula. In der Regel grenzen sich aber die jüngeren Zuwachszonen als »Splint« sehr deutlich vom älteren »Kern« des Holzkörpers ab. Das Splintholz hat die gewöhnliche, weisslichgelbe Farbe des Holzes und besteht noch durchaus aus functionirenden Elementarorganen. Doch ist selbst der Splint, wie R. Hartig, Wieler und Strasburger gezeigt haben, an der Wasserleitung nicht gleichmässig betheiligt. Unter normalen Verhältnissen werden blos die äussersten Jahresringe zur Leitung des Transpirationsstroms benutzt; die inneren Theile des Splintes scheinen hauptsächlich zur Aufspeicherung von Wasser und Assimilaten zu dienen. Das dunkler gefärbte Kernholz hat nur mehr eine mechanische Function zu leisten. An der Stoffleitung und -Speicherung ist es nicht mehr betheiligt. Die Lumina sämmtlicher Formbestandtheile sind denn auch von sehr verschiedenartigen organischen Substanzen ausgefüllt, welche auch die Zellmembranen infiltriren. Zu diesen Stoffen gehören u. a. die Farbstoffe gefärbter Hölzer, wie das Hämatoxylin des Blauholzes (Haematoxylon campechianum), das Brasilin des ziegelrothen Sappanholzes

(Caesalpinia Sappan), das Santalin des dunkelrothen Sandelholzes (Pterocarpus santalinus), das Morin des echten Gelbholzes (Maclura aurantiaca) etc. Auch harz- und gummiartige Körper (Schutz- und Kerngummi) kommen häufig vor, und Sanio fand bei einer Reihe verschiedener Laubhölzer (Ailanthus, Prunus, Zanthoxylon, Gleditschia, Sorbus u. a.) anfangs farblose Substanzen, welche sich gegen alle Lösungsmittel in hohem Grade resistent erwiesen. Nach Gaunersdorfer sind den Substanzen, die das Kernholz imprägniren, sehr häufig Gerbstoffe beigemengt. — Neben den angeführten organischen Körpern sind im Kernholz nicht selten auch anorganische Stoffe abgelagert. So enthalten nach Crüger die Lumina der Zellen und Gefässe der Chrysobalaneen Hirtella silicea, Petraea volubilis und arborea, sowie die Gefässe des Teakholzes (Tectona grandis) beträchtliche Anhäufungen amorpher Kieselsäure. Von Molisch sind im Kernholze verschiedener Laubbäume (Ulmus campestris, Celtis orientalis, Sorbus torminalis, Fagus silvatica) oft sehr beträchtliche Ablagerungen von kohlensaurem Kalk nachgewiesen worden und zwar hauptsächlich in den Gefässen. Die Ausfüllung derselben »ist meist eine so vollständige, dass man in der Asche gewöhnlich solide Abgüsse bemerkt, welche nicht nur die Form des Lumens, sondern auf ihrer Oberfläche auch einen genauen Abdruck von dem Relief der Wand erkennen lassen«. Die Ursache der Ablagerung des kohlensauren Kalkes erblickt Molisch in der geringen Leitungsfähigkeit des Kernholzes für Wasser. »Wenn nun in der langen Zeit, während welcher die Kalklösung im Kernholze verweilt, die Temperatur in demselben steigt, so wird sofort CO_2 aus der Lösung entweichen und es muss, da ja die im Wasser absorbirte CO_2 das Lösungsmittel des Kalkes war, sofort eine entsprechende Menge von CO_3Ca sich niederschlagen«.

Durch die besprochenen Veränderungen werden natürlich auch die physikalischen Eigenschaften des Holzes modificirt. Das Kernholz ist dichter, härter und gewöhnlich auch fester als das Splintholz. Es ist leicht einzusehen, dass diese Eigenschaften, so wie sie den technischen Werth des Holzes bedingen, vor Allem auch für die Pflanze selbst von grossem Werthe sind. Vom biologischen Standpunkte aus kann man desshalb nicht zustimmen, wenn de Bary sagt: »Die Bildung harten und dauerhaften Kernholzes ist aber nur ein Specialfall des beginnenden Rückbildungsprocesses.« Man muss vielmehr die Entstehung typischen Kernholzes, welches dem Splintholz nicht blos in Bezug auf seine mechanischen Eigenschaften überlegen, sondern in Folge der Einlagerung oben erwähnter Substanzen auch gegen Verderbniss und Fäulniss besser geschützt ist, als einen normalen und günstigen Fortbildungsprocess des Holzes betrachten. In ernährungsphysiologischer Hinsicht liegt zwar ein vollständiger Functionsverlust vor, in mechanischer Hinsicht dagegen eine Steigerung der Functionstüchtigkeit.

Bei manchen Bäumen, z. B. verschiedenen Weiden und der canadischen Pappel, kommt es allerdings vor, dass das Kernholz weder durch seine Festigkeit noch durch Dauerhaftigkeit vom Splintholz verschieden ist. Solches Kernholz fällt der Zersetzung anheim, an welcher sich häufig Pilze betheiligen; der Baum wird hohl. — Speciell in das Gebiet pathologischer Veränderungen gehört die Bildung von Kirschgummi im Holze der Amygdaleen, die sog. Gummosis.

III. Das secundäre Dickenwachsthum bei Monocotylen[21]).

Wie in der Einleitung zu diesem Abschnitte bereits erwähnt wurde, erfolgt bei der überwiegenden Mehrzahl der Monocotylen das Dickenwachsthum ausschliesslich in der Vegetationsspitze. Nach ihrer »Erstarkung« beginnt erst das eigentliche Längenwachsthum des Stammes, dem bei verschiedenen Palmen noch eine secundäre Erstarkung folgt (S. 490). Blos bei den baumartigen Liliifloren (Aloë, Yucca, Dracaena, Cordyline, Aletris) und den Knollen der Dioscoreen findet auch secundäres Dickenwachsthum mit Neubildung von Geweben statt, welches von dem der Gymnospermen und Dicotylen in einigen Hauptpunkten abweicht.

In den Stämmen der eben erwähnten Liliifloren ist die primäre Anordnung der Gewebe die bei Monocotylen gewöhnliche. Der Bündelverlauf entspricht dem Palmentypus. Die Anlegung des Verdickungsringes erfolgt entweder schon dicht unter dem Stammscheitel (Yucca aloifolia, Aloë plicatilis, Beaucarnea tuberculata), bevor noch die primären Bildungsgewebe zu Dauer-

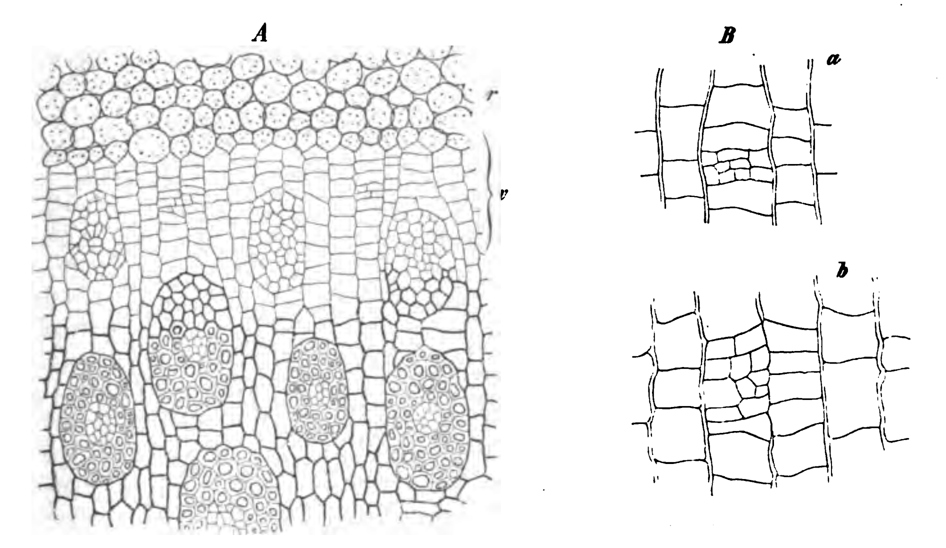


Fig. 226. *A* Theil des Querschnittes durch den Stamm von Dracaena marginata, *r* Rindenparenchym, *v* Verdickungsring; *B*, *a* und *b* Anlegung von secundären Gefässbündeln im Verdickungsring.

gewebe geworden sind, oder sie geht in grösserer Entfernung vom Stammscheitel vor sich, wo alle Gewebe des Querschnittes schon längst ihre vollständige Ausbildung erfahren haben; so bei den meisten Dracaenen. Die Mutterzellschicht des Verdickungsringes ist eine der innersten Parenchymzelllagen der Rinde und liegt mithin an der Aussenseite des Bündelcylinders. Durch tangentiale Theilungen ihrer Zellen kommt der meristematische Verdickungsring zu Stande (Fig. 226, *A v*), dessen Elemente aber nicht als Cambiumzellen anzusprechen sind; es fehlt ihnen nämlich die prosenchymatische Zuspitzung. Auch ist ihre Höhe nicht bedeutend, sie übertrifft die Breite blos um das 2—4fache.

Dieser Verdickungsring scheidet nun nach aussen sowohl wie nach innen verschiedene secundäre Gewebe ab, welche man wie bei den Gymnospermen und den Dicotylen nach ihrer topographischen Lagerung als secundäre Rinde und secundäres Holz bezeichnen kann. Die Bildung der ersteren erfolgt nur in spärlicher Weise; sie besteht ausschliesslich aus dünnwandigem Parenchymgewebe, in welchem Krystallschläuche vorkommen. Weit complicirter ist der Holzkörper gebaut; da derselbe die primäre Gewebeanordnung des Monocotylenstammes in eigenartiger Weise fortsetzt, so weicht er in seinem Bau vom Holzkörper des Dicotylenstammes sehr wesentlich ab: er besteht nämlich aus zahlreichen secundären Gefässbündeln mit dazwischen gelagertem Secundär-Parenchym (Fig. 226, *A*). Die einzelnen Bündel werden bereits im Verdickungsringe angelegt; durch wiederholte Längstheilungen entstehen in demselben kleinere und grössere Cambiumbündel, welche im Laufe des Dickenwachsthums successive nach innen geschoben werden und dabei in centrifugaler Folge zu Dauergewebe werden. Die kleineren Cambiumbündel gehen, im Querschnitt betrachtet, aus einer einzigen Zelle des Verdickungsringes hervor (Fig. 226, *B a*). Grössere Bündel dagegen werden von mehreren Mutterzellen gebildet, welche mindestens zwei Radialreihen des Verdickungsringes angehören. Die ersten Zelltheilungen, welche zur Bildung des Cambiumbündels führen, erfolgen in tangentialer Richtung, ihnen folgen radiale Theilungen (Fig. 226, *B*, *a b*), und nach den bald eintretenden Wachsthumsverschiebungen werden die neuen Wände in verschiedenster Richtung eingeschaltet.

Die primären Blattspurstränge zeigen in ihrem Bau nichts Besonderes; sie gehören dem collateralen Typus an, bei Cordyline sind sie, wie Strasburger zeigte, nach Eintritt in den Centralcylinder leptocentrisch (amphivasal) gebaut. Umgeben sind sie von typischem Bastgewebe oder von dickwandigem Parenchym. Wesentlich anders sind die secundären Bündel gebaut, da in denselben nach dem auch im Holze der Gymnospermen und Dicotylen so oftmals durchgeführten Principe die Functionen der Festigung und der Wasserleitung den gleichen Elementarorganen übertragen werden. Dieselben sind demnach Fasertracheiden, wie im Coniferenholze, mit stark verdickten Wandungen, prosenchymatisch zugespitzten Zellenden und behöften Tüpfeln, deren Tüpfelcanäle linksschiefe Spalten bilden. Die Fasertracheiden umhüllen scheidenartig das zarte Leptom des Bündels; hier und da sind nach Strasburger parenchymatische Durchlasszellen zwischen sie eingeschaltet (Cordyline). Zahlreiche Anastomosen verbinden die secundären Bündel zu einem längsmaschigen Netzwerk.

Das interfasciculare Secundär-Parenchym, dessen Vergleichung mit dem Markstrahlgewebe des Dicotylenholzes immerhin berechtigt ist, zeigt eine deutliche Anordnung in radiale Reihen, welche natürlich in der Nachbarschaft der Gefässbündel seitlich ausbiegen müssen. Seine Elemente besitzen ziemlich derbe, getüpfelte Wandungen. In functioneller Hinsicht ist dieses Gewebe wahrscheinlich als Leitparenchym aufzufassen.

Bei manchen Dracaenen zeigen auch die älteren Wurzeln ein secundäres Dickenwachsthum. Der Verdickungsring geht aus dem Pericambium hervor; seine Gewebeproducte sind, soviel hierüber bekannt, denselben des Stammes ganz ähnlich. —

Zu welch gewaltigen Pflanzenformen die hier beschriebene Art des secundären Dickenwachsthums führen kann, dies zeigte vor Allem der seit A. v. Humboldt so oft genannte Drachenblutbaum (Dracaena Draco) auf Teneriffa, welcher 1869 einem Sturme zum Opfer fiel. Er erreichte eine Höhe von ca. 22 m und der Umfang des Stammes betrug, als Humboldt ihn maass, in einiger Entfernung über dem Boden nicht weniger als 14 m. Sein Alter wurde auf ca. 6000 Jahre geschätzt.

B. Das anormale Dickenwachsthum.

I. Allgemeines.

Der im Vorausgehenden geschilderte Modus des secundären Dickenwachsthums wird — soweit es sich um die Dicotylen und Gymnospermen handelt — seiner allgemeinen Verbreitung halber als der normale Typus des secundären Dickenwachsthums bezeichnet. Seine allgemeine Verbreitung erklärt sich aus dem Umstande, dass er unter allen überhaupt möglichen Arten des Dickenwachsthums für den Aufbau grosser, mächtiger Pflanzenformen am zweckmässigsten ist.

Bei nicht wenigen Pflanzen treten nun mehr oder weniger auffallende Abweichungen vom normalen Typus des secundären Dickenwachsthums auf. In entwickelungsgeschichtlicher und morphologischer Hinsicht kennzeichnen sich diese sogenannten Anomalien durch eine abweichende Anordnung der das Dickenwachsthum vermittelnden Meristemschichten, sowie durch einen anderen Bau und eine andere Vertheilung der secundären Dauergewebe. In physiologischer Hinsicht dagegen lassen sich sämmtliche Anomalien des Dickenwachsthums in zwei verschiedene Kategorien eintheilen.

In die erste Kategorie gehören jene Fälle, in welchen sich die Abweichung vom normalen Typus als Folge der Anpassung an bestimmte biologische Verhältnisse nachweisen lässt. Die Mehrzahl der hierher gehörigen Fälle wird durch die Stämme der Schling- und Kletterpflanzen repräsentirt, die in mechanischer Hinsicht wesentlich anders beansprucht werden, als die aufrechten Stämme gewöhnlicher Holzgewächse, und die auch im Hinblick auf die Processe der Stoffleitung von den normalen Stämmen in mancher Beziehung abweichen. In dieselbe Kategorie des anormalen Dickenwachsthums gehören auch viele fleischige Wurzeln, welche der Hauptsache nach als Speicherorgane fungiren. Ferner sind hier die submersen Stammtheile verschiedener Sumpfsträucher und Bäume (Aeschynomene aspera, indica, Herminiera Elaphroxylon, Pterocarpus Draco) zu nennen, deren secundäres Dickenwachsthum nach Goebel auf die Bildung von Durchlüftungsgewebe (»Schwimmholz«) abzielt[22].

In die zweite Kategorie der Anomalien des secundären Dickenwachsthums sind jene gleichfalls zahlreichen Fälle einzureihen, welche nicht als Anpassungserscheinungen zu betrachten sind, sondern als blosse Constructionsvariationen. Von vornherein sind nämlich sehr verschiedene Arten des Dickenwachsthums denkbar und möglich. Ihre Realisirbarkeit hängt in um so höherem Grade von ihrer Zweckmässigkeit ab, je grössere und mächtigere Pflanzenformen

das secundäre Dickenwachsthum erzielen soll. Fällt aber diese letztere Forderung hinweg, handelt es sich nicht um den Aufbau grösserer Holzgewächse, so genügen den geringeren Ansprüchen auch solche Typen des Dickenwachsthums, die verglichen mit dem normalen Typus von minderer Zweckmässigkeit sind. So kommt es, dass bei verschiedenen krautartigen Pflanzen und kleineren Sträuchern der Variabilität des Dickenwachsthums ein verhältnissmässig weiter Spielraum gelassen ist. Es kommen verschiedene Constructionsvariationen zu Stande, welche in physiologischer Hinsicht untereinander so ziemlich gleichwerthig sind und desshalb den mannigfaltigen Querschnittsformen des mechanischen Systems zur Seite gestellt werden können.

Von den vorstehend dargelegten Gesichtspunkten aus möge nunmehr an einer Reihe von Beispielen die so grosse Verschiedenartigkeit des anormalen Dickenwachsthums näher besprochen werden. Ich brauche wohl nicht erst zu betonen, dass eine auch nur halbwegs erschöpfende Darstellung dieses Gegenstandes im vorliegenden Buche nicht zu erwarten ist.

II. Das Dickenwachsthum der Lianenstämme [23].

Die Ansprüche, welche an die Festigkeit der Lianenstämme gestellt werden, unterscheiden sich sehr wesentlich von den Ansprüchen, denen der biegungsfeste Bau der Stämme und Aeste gewöhnlicher Holzgewächse zu genügen hat. Der Lianenstamm wird wie ein Tau zunächst auf Zugfestigkeit beansprucht, indem er bei hängender Stellung die eigene Last zu tragen hat, bei bogigem Verlaufe von den durch Wachsthum auseinander weichenden Stützen oder auch von den im Winde schwankenden Aesten, an denen er sich befestigt hat, gezerrt und gezogen wird. Dazu kommt, dass die langen Lianenstämme in hohem Maasse auch biegungsfähig sein müssen, um vom Sturme, dessen Angriffen sie direct und auch indirect in Folge des Schwankens der stützenden Aeste ausgesetzt sind, nicht geknickt und zerbrochen zu werden. Wenn einzelne Aeste der Stützbäume oder auch diese selbst umstürzen, dann werden gleichfalls an die Biegsamkeit der Lianenstämme, wenn diese ihre Stützen überleben sollen, die grössten Anforderungen gestellt. Auch die Liane selbst verändert ja fortwährend ihre Lage, indem die älteren Kletterorgane ihren Dienst versagen, der Stamm in's Rutschen geräth und theilweise auf den Boden herabgleitet. Dabei werden die Stämme zu oft zahlreichen Schleifen und Schlingen verbogen und mehr oder minder stark tordirt. Dazu kommt endlich häufig noch ein radialer Druck, welchem windende Lianenstämme seitens der in die Dicke wachsenden Stütze ausgesetzt sind. Diese von der gewöhnlichen so abweichende Art der mechanischen Inanspruchnahme hat die auffälligsten Anomalien des secundären Dickenwachsthums im Gefolge, die zuerst von Fritz Müller von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet wurden.

Das Modell, nach dem die langgestreckten, zugfesten Lianenstämme bald mehr, bald minder ausgesprochen gebaut sind, ist das tordirte Seil oder Kabel. Damit nun eine solche seilartige Construction, der Ausdruck vollkommenster Zugfestigkeit, verbunden mit Biegsamkeit, ermöglicht werde, darf der secundäre

Holzkörper keine ganz compacte Masse bilden. Die einzelnen Stränge des Holzes müssen bis zu einem gewissen Grade seitlich verschiebbar sein, und diese wichtige Voraussetzung kann nur dadurch erfüllt werden, *dass der Holzkörper durch weicheres Gewebe in mehr oder minder vollständig getrennte Stränge zerklüftet wird.* In der That ist dieses anatomische Merkmal für alle Lianenstämme charakteristisch, so verschieden auch dasselbe entwickelungsgeschichtlich zu Stande kommt. Sehr ausführlich und genau ist in dieser Beziehung der Bau der Lianenstämme in neuerer Zeit von H. *Schenck* bearbeitet worden.

Im einfachsten, d. h. vom normalen Dickenwachsthum am wenigsten abweichenden Falle wird ein normaler Verdickungsring angelegt, der aber an verschiedenen Stellen seines Umfanges eine ungleich ausgiebige Production von Holz und Rinde zeigt. Hierher gehören vor Allem die rankenden Bignoniaceen, ferner verschiedene Malpighiaceen (Tetrapteris, Banisteria, Stigmaphyllon), Apocyneen, Phytocrene u. a. Bei den Bignoniaceen bleibt schon zu Beginn

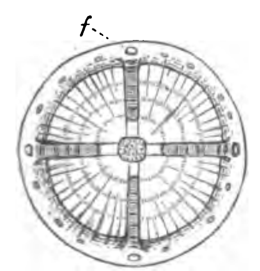


Fig. 227. Querschnitt durch einen 4jährigen Ast von Anisostichus capreolata Bur. Der Holzkörper wird durch vier Rindengewebsplatten gefurcht; V. 3; nach de Bary.

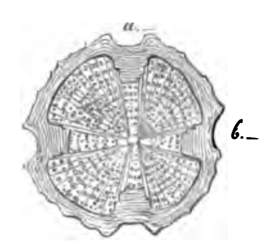


Fig. 228. Querschnitt durch einen unbestimmten Bignoniaceenstamm (Pleonotoma?). Nat. Gr. Nach Schleiden.



Fig. 229. Querschnitt durch einen Ast von Melloa populifolia Bur. Der zerklüftete Holzkörper weiss gelassen, Rinde und Rindenplatten schraffirt. V. 2. Nach de Bary.

des secundären Dickenwachsthums die Holzproduction an vier kreuzweise angeordneten Stellen des Verdickungsringes zurück, während die Neubildung von secundärer Rinde entsprechend ausgiebiger von statten geht. In Folge dessen erscheint der Holzkörper vierfach gefurcht; die im Laufe des Dickenwachsthums immer tiefer werdenden Furchen sind von secundären Rindenplatten ausgefüllt, so dass trotz der ungleichen Holzproduction die Querschnittsform des Stammes nicht wesentlich verändert wird. Was den Verdickungsring betrifft, so wird derselbe durch die geschilderten Wachsthumsvorgänge natürlich in einzelne Streifen aufgelöst; die breiteren Streifen bedecken die vier vorspringenden Holzstränge, die schmäleren liegen am Grunde der Furchen. — Bei verschiedenen Bignoniaceen bleibt die Anzahl der den Holzkörper zerklüftenden Furchen dauernd auf vier beschränkt (Fig. 227); bei anderen Arten dagegen werden im Laufe des Dickenwachsthums stets neue Furchen gebildet, indem an immer zahlreicher werdenden Stellen des Cambiums die Holzproduction zurückbleibt. Auch ein stufenweises Breiterwerden der einzelnen Rindenplatten tritt häufig ein (Fig. 229). Auf diese Weise erscheint schliesslich der ganze Holzkörper vielfach und regelmässig gelappt, respective zerklüftet.

Bei verschiedenen Malpighiaceen, Bignoniaceen u. a. schreitet die derart zu Stande gekommene Zerklüftung des Holzkörpers in Folge von neu auftretenden Wachthumsvorgängen im Parenchym des Holzes und Markes noch weiter fort. Der zwar vielfach gelappte, aber ursprünglich doch einheitliche Holzkörper wird durch ausgiebige Parenchymwucherungen in zahlreiche isolirte Stränge zersprengt. Dieses »Dilatationsparenchym« geht nach Schenck in zahlreichen Fällen aus unverholzten, dünnwandigen Holzparenchymzellen hervor, in einzelnen Fällen sollen aber auch verholzte Belagzellen der Gefässe, sowie Markstrahlenzellen wieder auswachsen und sich theilen können. Dagegen hat Warburg für eine Bauhinia-Art festgestellt, dass die Initialen der parenchymatischen Dilatationsstreifen und Keile von der Rinde aus in den Holzkörper eindringen.



Fig. 230. Querschnitt eines Stammes von Bauhinia spec. Die Holzstränge (*a*) sind punktirt, die dazwischen befindlichen Parenchym- und Rindengewebsmassen (*b*) sind weiss gelassen. $^2/_3$ der natürl. Gr. Nach Schleiden.

Die derart von einander getrennten Holzstränge können in Folge des Auftretens secundärer Meristeme für sich in die Dicke wachsen, und überdies werden zwischen den schon verhandenen Bündeln oftmals noch neue Stränge gebildet. So setzt sich der ganze Stamm schliesslich aus zahlreichen, wirr durcheinander geflochtenen Holzsträngen zusammen, welche begreiflicherweise ein oft schwer zu enträthselndes Querschnittsbild zeigen (Fig. 230). Die Aehnlichkeit eines solchen Lianenstammes mit einem starken Seile wird noch grösser, wenn auch die zwischen den Holzsträngen befindlichen Gewebeplatten gesprengt werden und Peridermbildung eintritt (Bauhinien, Malpighiaceen): dann erscheint der Stamm schon äusserlich in zahlreiche Längsbündel aufgelöst, welche, von

Korkgewebe umhüllt, in ihrem Verlaufe vielfach verflochten, verwachsen und wieder getrennt sind.

In den bisher besprochenen Fällen war (von Bauhinia abgesehen) ursprünglich nur ein einziger, normal angelegter Verdickungsring vorhanden. Bei den rankenden Sapindaceen aus den Gattungen Serjania, Paullinia, Thinouia u. a. kommt es dagegen schon anfänglich zur Bildung mehrerer nebeneinanderliegender Verdickungsringe, wobei die Anordnung derselben auf dem Querschnitte eine verschiedene sein kann. Entweder nimmt die Mitte des Stammes ein grösserer Hauptring ein, welcher von mehreren kleineren Aussenringen umgeben wird, oder der mittlere Hauptring fehlt und alle 5—7 Ringe sind untereinander gleichwerthig; letzteres ist der seltenere Fall.

Dieser Typus des anormalen Dickenwachsthums ist seit Gaudichaud von verschiedenen Forschern sehr eingehend untersucht worden, namentlich von Nägeli und von Radlkofer. Der erstere lenkte seine Aufmerksamkeit namentlich auf die entwickelungsgeschichtlichen Verhältnisse bei der Anlegung der einzelnen Verdickungsringe und fand, dass schon der primäre Bündelring der Blattspurstränge mit mehr oder minder tiefen Einbuchtungen versehen ist, so dass einzelne Stranggruppen vom Ringe gleichsam nach aussen abgeschnürt und von demselben ausgeschlossen werden. Diese eigenthümliche Vertheilung zeigen schon die Procambiumbündel; wenn dieselben nun im Laufe ihrer Differenzirung zum Cambiumringe sich ergänzen, so verhalten sich jene abgeschnürten

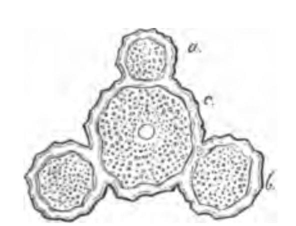


Fig. 231. Querschnitt durch den Stamm einer Serjania oder Paullinia; *c* Hauptring des zusammengesetzten Holzkörpers, *ab* Aussenringe. Nat. Gr. Nach Schleiden.

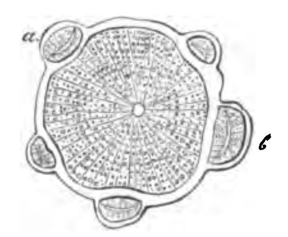


Fig. 232. Querschnitt durch den Stamm einer Serjania oder Paullinia. Nat. Gr. Nach Schleiden.

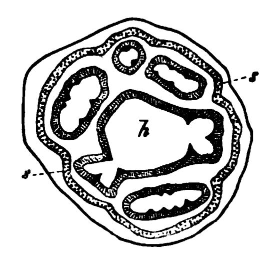


Fig. 233. Querschnitt durch ein junges Internodium von Serjania caracasana; *s* Bastring; innerhalb desselben der Hauptring *h* und vier Aussenringe. Die primären Blattspurstränge schwarz. V. 10. Nach Nägeli.

Bündelgruppen wie selbständige Bündelringe: sie ergänzen sich zu eigenen Verdickungsringen (Fig. 233).

Jeder einzelne Verdickungsring des Querschnittes fungirt nun in normaler Weise; nach aussen scheidet er secundäres Rindengewebe, nach innen secundäres Holz ab (Fig. 231, 232). So kommt es, dass der Stamm schon anfänglich aus isolirten Holzkörpern besteht; die Zerklüftung des Holzes wird nicht erst nachträglich herbeigeführt, wie bei den Bignoniaceen etc., sondern schon durch die Vorgänge in der meristematischen Stammspitze vorweg genommen. — Uebrigens ist zu erwähnen, dass bei manchen rankenden und kletternden Species dieser Familie das Dickenwachsthum mehr nach Art der Bignoniaceenstämme erfolgt: es werden einheitliche, blos kantige oder gelappte Holzkörper gebildet. Auch ist es bemerkenswerth, dass die nicht kletternden Sapindaceen, wozu die

Mehrzahl der einzelnen Arten gehört, einen normalen Stammbau besitzen. Daraus geht hervor, dass die so abweichende Stammstructur der rankenden und kletternden Arten thatsächlich als Anpassungserscheinung zu deuten ist.

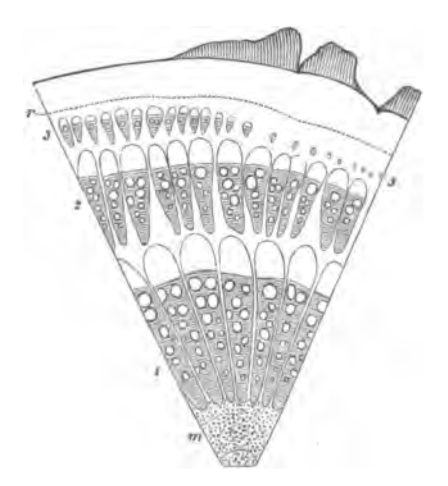


Fig. 234. Theil eines Querdurchschnittes von Gnetum scandens; 1, 2, 3 die successiven Zuwachsringe; *m* Mark, *r* Sklerenchymring an der Innenseite der Aussenrinde. Die Holzstränge sind mit Ausnahme der grossen Tüpfelgefässe schraffirt; Leptom, Rinde, Markstrahlen und Zwischenzonen sind weiss gelassen. V. 8. Nach de Bary.

Ein dritter Typus des anormalen Dickenwachsthums der Lianenstämme wird dadurch charakterisirt, dass ausserhalb des ursprünglichen Verdickungsringes in der Rinde successive neue Ringe oder Ringabschnitte gebildet werden. Jeder einzelne Verdickungsring fungirt eine zeitlang in normaler Weise, indem er Holz und Rinde bildet; späterhin erlischt dann seine Thätigkeit, und ausserhalb desselben wird durch Theilungen im Rindenparenchym ein neuer, folgemeristematischer Verdickungsring gebildet. Dieser Vorgang kann sich mehrmals wiederholen. Was den Entstehungsort der succesive erneuerten Verdickungsringe anlangt, so lassen sich zwei verschiedene Fälle unterscheiden. Entweder werden die neuen Ringe in der primären Aussenrinde angelegt, wie bei verschiedenen Menispermeen, bei Wistaria und Rhynchosia, oder in der secundären Rinde, wie bei Bauhinia, Machaerium, Phytocrene, bei verschiedenen Bignoniaceen (Haplolophium, Glaziovia, Anisostichus u. a.) und Convolvulaceen (Ipomaea, Argyreia, Convolvulus) und bei Gnetum.

Einen sehr merkwürdigen Typus repräsentiren endlich jene Lianenstämme, bei welchen die Bildung eines secundären Verdickungsringes an der Innenseite des normal entstandenen Holzringes erfolgt. Bei Tecoma radicans, wo Sanio diese Erscheinung zuerst beobachtet hat, bildet derselbe gleichfalls Holz und Rinde, doch in umgekehrter Anordnung. Aehnlich verhält sich nach Scott und Brebner auch der Stamm von Willughbeia firma (Apocynee) und Periploca graeca (Asclepiadee).

Die auf einen seilartigen Bau, auf eine weitgehende Biegungsfähigkeit abzielenden anatomischen Eigenthümlichkeiten der Lianenstämme sind für den Gesammtbau derselben in erster Linie maassgebend. Die Zugfestigkeit ist blos in jüngeren Stämmen deutlich ausgesprochen, indem das zuerst gebildete secundäre Holz, das die Mitte des Stammes einnimmt (das »axiale Holz« nach Strasburger's Terminologie), sich durch den Reichthum an mechanischen Elementen, Libriformfasern, beziehungsweise an Fasertracheiden, auszeichnet, während seine Gefässe noch auffallend englumig sind und auch das Holzparenchym nur spärlich auftritt. Erst im später gebildeten Secundärholz (periaxiales Holz) finden sich grosse Gefässe und reichlich Holzparenchym. Dieser Gegensatz ist nach Schenck bei den Lianenstämmen fast allgemein ein sehr scharfer und unvermittelter. Solche jüngere Stämme sind also ausgesprochen zugfest gebaut, wie

eine Wurzel, die inmitten ihres radialen Gefässbündels einen Stereomstrang aufweist. Je älter und dicker die Stämme werden, desto mehr tritt aber ihre zugfeste Construction in den Hintergrund, so wie ja auch in biegungsfesten Stämmen und Aesten nach länger andauerndem secundären Dickenwachsthum von einer peripherischen Anordnung des Stereoms nicht mehr die Rede sein kann. In beiden Fällen ersetzt eben die grosse Anzahl der über den Stammquerschnitt vertheilten mechanischen Elemente ihre sonst vom mechanischen Princip geforderte Anhäufung im Centrum, beziehungsweise an der Peripherie des Organs.

Das anormale Dickenwachsthum der Schling- und Kletterpflanzen hat ausser der auf einen seilartigen Bau abzielenden Zerklüftung des Holzkörpers noch eine andere, gleichfalls die Gewebevertheilung betreffende Folge. Das bei normalem Dickenwachsthum peripherisch gelagerte Leptom des Stammes wird nämlich bei den besprochenen Pflanzen zum grösseren Theile nach innen verlegt und zwischen den einzelnen Holzringen und Holzsträngen geradezu eingekammert. Solch interxyläres Leptom wird häufig in der Weise gebildet, dass der Verdickungsring nicht nur nach aussen secundäres Leptom abscheidet, sondern einzelne Siebröhrenstränge, von Parenchym begleitet, auch in den Holzkörper einlagert (Dicella, Combretum, Mucuna, Entada u. a.). Bei Strychnos dagegen werden nach aussen abgeschiedene Leptomstränge durch entsprechende Wachsthumsvorgänge nachträglich in den Holzkörper eingeschlossen. — Dass das Leptom dadurch in eine geschütztere Lage kommt, ist unbestreitbar und gewiss auch vortheilhaft; denn die Lianenstämme erfahren oft die beträchtlichsten Biegungen und häufig auch einen radialen Druck seitens der in die Dicke wachsenden Stütze. Andererseits ist hervorzuheben, dass interxyläre Leptomstränge auch bei nicht kletternden Holzgewächsen vorkommen, ein Umstand, der Schenck veranlasst, die in Rede stehende Erscheinung nicht als Anpassung an die kletternde Lebensweise, sondern blos als anatomischen Gattungscharakter, resp. als Constructionsvariation aufzufassen. Immerhin bleibt es auffallend, dass sich interxyläres Leptom besonders häufig bei Kletterpflanzen aus den verschiedensten Familien vorfindet.

Was schliesslich die sonstigen histologischen Eigenthümlichkeiten der hier besprochenen Stammorgane betrifft, so haben bereits Westermaier und Ambronn auf jene verschiedenen Merkmale aufmerksam gemacht, welche sich als der anatomische Ausdruck der gesteigerten Ansprüche an das Stoffleitungsvermögen dieser Organe deuten lassen. Schon im VII. Abschnitte wurde auf die so auffallend weiten Gefässe und Siebröhren in den Stämmen der Schling- und Kletterpflanzen eingehend hingewiesen. Ob auch die reichlichere Ausbildung des Holzparenchyms, die oft auffallende Höhe und Breite der Markstrahlen als Anpassungen an die gesteigerten Leitungsbedürfnisse zu betrachten sind, wie Westermaier und Ambronn wollen, muss dahingestellt bleiben. Schenck bringt die zuletzt genannten anatomischen Thatsachen blos mit der dadurch bewirkten Erhöhung der Biegsamkeit und Torsionsfähigkeit der Stämme in Zusammenhang [24]).

Schon oben wurde erwähnt, dass die Lianenstämme, namentlich im Alter, sich häufig auch schon äusserlich von den aufrechten Stämmen der Bäume und Sträucher unterscheiden. Am auffälligsten und sonderbarsten sind in dieser Hinsicht die stark abgeplatteten, bandförmigen Stämme verschiedener Papilionaceen (Arten von Rhynchosia, Dalbergia, Machaerium) und Bauhinien, die durch ungleichmässiges Dickenwachsthum mit oder ohne Bildung successiver secundärer Cambien zu Stande kommen. Zuweilen stellt sich dabei auch eine Wellung des Stammes ein, wobei jedoch seine Ränder gerade bleiben können. Die Wachsthumsvorgänge, die zu dieser Wellung führen, sind von Crüger, de Bary, Höhnel, Warburg und Schenck studirt und erörtert werden, ohne dass diese Frage bis jetzt gelöst worden wäre. Was den Nutzen der Wellung bandförmiger Lianenstämme betrifft, so erblickt ihn Schenck darin, dass die starken Einbiegungen dem Stamme ermöglichen, sich leichter wieder festzuankern, wenn er durch Abbrechen der Stützäste oder durch Loslösung der Ranken in's Rutschen geräth. Was die nicht gewellten bandförmigen Stämme betrifft, so mag nach Schenck ihre Gestalt die Auflagerung auf die Aeste des Stützbaumes erleichtern.

III. Das Dickenwachsthum fleischiger Wurzeln[25]).

Bei zahlreichen krautigen Dicotylen, welche zwei oder mehrere Vegetationsperioden hindurch ausdauern, fungiren nach dem Absterben der oberirdischen Organe die Wurzeln als Reservestoffbehälter und nehmen in Folge dessen eine »fleischige« Beschaffenheit an. Die damit verbundenen Anomalien des Dickenwachsthums haben vor Allem zum Zweck, das parenchymatische Speichergewebe der Wurzel zu bilden; ausserdem soll durch diese Anomalien häufig auch eine zweckentsprechende Vermehrung und Anordnung jener Stoffleitungsstränge erzielt werden, welche die Füllung und Entleerung des Speichergewebes vermitteln.

In entwickelungsgeschichtlich-morphologischer Hinsicht kann das parenchymatische Speichergewebe der fleischigen Wurzeln sehr verschiedenartiger Bedeutung sein. In manchen Fällen stellt es die mächtig entwickelte Rinde vor, und zwar entweder die primäre Aussenrinde (Nebenwurzeln von Asclepiadeen und Piperaceen) oder das secundäre Rindengewebe (Taraxacum, Rubia, Umbelliferen). In beiden Fällen kann eigentlich von einem anormalen Dickenwachsthum kaum gesprochen werden: die Abweichung vom normalen Typus besteht allein in der schwachen Entwickelung des Holzkörpers gegenüber dem Rindengewebe. — In einer anderen Reihe von Fällen entsteht das Speichergewebe durch massige Ausbildung der parenchymatischen Holzelemente, und zwar entweder des Markstrahlgewebes (Urtica, Cucurbita, Symphytum officinale) oder des Holzparenchyms. In letzterem Falle, der besonders schön an den Rübenwurzeln von Brassica und Raphanus zu beobachten ist, besteht demnach der secundäre Holzkörper aus massig entwickeltem Parenchymgewebe, welches von den zu Gruppen vereinigten Gefässen, an die sich mechanische Fasern anlegen, durchzogen wird. Diese »Fibrovasalstränge«, wie man sie

ihrem Bau nach füglich nennen darf, liegen in unterbrochenen concentrischen Zonen und bilden im Längsverlaufe ein spitzmaschiges Bündelnetz. Die Anomalie des Dickenwachsthums besteht hier demnach in dem vom gewöhnlichen abweichenden Bau des Wurzelholzes, dessen Eigenartigkeit häufig noch dadurch gewinnt, dass die Grenzen zwischen Holzparenchym und Markstrahlgewebe undeutlich werden, oder ganz verschwinden (Scorzonera hispanica, Raphanus, Brassica).

Bei einer Reihe von hierher gehörigen Pflanzen entstehen im Speichergewebe des Holzparenchyms, wie J. E. Weiss gezeigt hat, tertiäre Leitbündel. Dieselben sind bei Oenothera biennis blosse Leptomstränge, bei Cochlearia Armoracia, Brassica Napus und Rapa, Raphanus sativus und Gentiana lutea dagegen concentrisch gebaute Gefässbündel mit centralem Leptom. Bei Bryonia dioica umgiebt das Folgecambium die Gefässgruppen des secundären Holzkörpers und bildet im Anschluss an diese neue Gefässe, nach aussen dagegen Leptom.

Noch auffallender werden die Anomalien des Dickenwachsthums fleischiger Wurzeln, wenn es zur wiederholten Bildung neuer Verdickungsringe kommt. Bei der Runkelrübe (Beta vulgaris) entsteht ausserhalb des primären Verdickungsringes durch tangentiale Theilungen im Parenchym ein zweiter Ring; nachdem er eine zeitlang functionirt hat, erlischt seine Thätigkeit, und an der Aussengrenze der von ihm gebildeten secundären Rinde entsteht ein dritter Verdickungsring. Dieser Process kann sich noch mehrmals wiederholen. So werden concentrische Holz- und Rindenzonen gebildet, welche miteinander abwechseln und von welchen letztere die Hauptmasse des Speichergewebes der Rübe vorstellen. In den Wurzeln von Myrrhis odorata fand Trecul gleichfalls mehrere successive Verdickungsringe, doch treten dieselben innerhalb des primären Ringes, im Holzparenchym auf und scheiden Holz und Rinde in umgekehrter Richtung ab.

Am complicirtesten gestalten sich alle diese Verhältnisse bei den von Schmitz untersuchten fleischigen Wurzeln zahlreicher Convolvulaceen und Rumex-Arten: theils ausserhalb, theils innerhalb des primären Verdickungsringes entstehen successive neue Cambiumstreifen oder -Ringe, welche unabhängig von einander Holz und Rinde bilden. Es wäre zwecklos, hier auf diese höchst verwickelten Processe näher einzugehen[26]).

Wie schon oben angedeutet wurde, haben alle diese Eigenthümlichkeiten des secundären Dickenwachsthums nicht allein den Zweck, das Speichersystem der fleischig werdenden Wurzel herzustellen. Es handelt sich dabei auch um eine möglichst weitgehende wechselseitige Durchdringung des stoffspeichernden Gewebes mit den leitenden Gewebearten, damit die Füllung wie die Leerung des Reservestoffbehälters möglichst rasch und vollständig erfolgen könne. Nur auf diese Art erklärt sich beispielsweise die nachträgliche Entstehung von Leptombündeln im secundären Holze dieser Wurzeln.

IV. Das anormale Dickenwachsthum krautartiger Pflanzen[27]).

Wir gehen nun schliesslich zu jenen Anomalien des secundären Dickenwachsthums über, welche wir in der Einleitung dieses Capitels als Constructionsvariationen bezeichnet haben. Hierher gehören die krautigen Pflanzen und kleinen Sträucher aus den Familien der Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, Tetragonieen, die Mesembryanthemen und die Phytolacca-Arten. Dass hier thatsächlich Constructionsvariationen vorliegen und keine Anpassungserscheinungen, ergiebt sich schon daraus, dass die in Rede stehenden Anomalien nicht nur innerhalb der einzelnen Familien, sondern sogar in ein- und derselben Gattung auf mannigfaltige Weise variiren können, ohne dass es bisher gelungen wäre, hierfür eine Verschiedenheit der biologischen Verhältnisse als Grund anzugeben.

Der erste, einfachste Typus dieser Abweichungen vom normal verlaufenden Dickenwachsthum wird dadurch charakterisirt, dass ausserhalb des primären Gefässbündelringes, der aus den Blattspursträngen besteht, ein extrafascicularer Verdickungsring auftritt, welcher nach aussen blos secundäres Rindenparenchym, nach innen dagegen distincte collaterale Gefässbündel und »Zwischengewebe« abscheidet. Hierher gehören die Stengel der Nyctagineen (Fig. 235), verschiedener Amarantaceen, von Chenopodium album, Atriplex patula, Salicornia und die Stämmchen strauchiger Mesembryanthemum-Arten.

Ein zweiter Typus kommt dadurch zu Stande, dass zunächst ein normaler, die primären Bündel durchziehender Verdickungsring auftritt, der eine zeitlang normal functionirt; bald aber erlischt seine Thätigkeit und nun wird, so wie beim ersten Typus, in der primären Rinde ein extrafascicularer Verdickungsring gebildet, der auch in gleicher Weise thätig ist. Auf diese Weise erfolgt das Dickenwachsthum der Stengel verschiedener Chenopodium-Arten (Ch. hybridum, murale), von Blitum virgatum, Comphrena decumbens u. a.

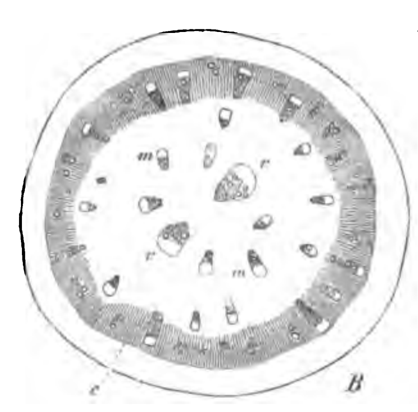


Fig. 235. Querschnitt durch das erste, epicotyle Internodium eines kleinen Exemplars von Mirabilis Jalapa; *mv* sammt den dazwischen liegenden Strängen der primäre Bündelring. Ausserhalb desselben im parenchymatischen, weiss gelassenen Zwischengewebe 9 secundäre Bündel. Weiter nach aussen der Holzring mit schraffirtem, grösstentheils aus mechanischen Fasern bestehendem Zwischengewebe; *c* Verdickungsring. V. 15. Nach de Bary.

Beim dritten Typus beginnt das Dickenwachsthum gleichfalls vermittelst eines normalen Verdickungsringes, der bald seine Thätigkeit einstellt. Im Rindenparenchym werden nun neue Cambiumringe gebildet, und zwar jeder nächstjüngere Ring zur ungefähr gleichen Zeit, in welcher die Thätigkeit des ihm vorausgegangenen Ringes erlischt. Diese successiven Verdickungsringe bilden eben so viele Kreise distincter Gefässbündel.

Das bekannteste hierher gehörige Beispiel ist der Stengel der Phytolacca-Arten; ferner sind hier die Wurzeln der Chenopodiaceen, Nyctagineen, Amarantaceen, Mesembryanthemen und Phytolacca-Arten zu nennen.

Die secundären Gefässbündel dieser drei Typen sind collateral gebaut; sie weichen von den primären Bündeln blos darin ab, dass ihre Hadromtheile keine Ring- und Spiralgefässe besitzen. In ihrem Längsverlaufe treten sowohl die Bündel desselben Ringes wie auch jene der successiven Kreise miteinander in unmittelbare Verbindung, indem sie wellig verlaufend spitzwinkelige Maschen bilden. Bei Phytolacca und Mirabilis wird die Verbindung blos in den Knoten durch Anastomosen hergestellt.

Das die secundären Gefässbündel trennende »Zwischengewebe« zeigt eine verschiedenartige Ausbildung: als mark- oder markstrahlenartiges Grundparenchym oder als mechanisches Gewebe. Im saftreichen Stamme von Phytolacca ist blos parenchymatisches Zwischengewebe vorhanden. In anderen Fällen, so bei Chenopodium- und Amarantus-Arten, Mirabilis u. a. ist blos das zuerst gebildete Zwischengewebe parenchymatisch; später dagegen besteht es der Hauptsache nach aus radial gereihten mechanischen Fasern und muss demnach mit Rücksicht auf seine intracambiale Lagerung als Libriform bezeichnet werden (Fig. 235). Dasselbe wird von parenchymatischen Zellsträngen durchzogen, welche sich namentlich an die Leptomtheile der secundären Gefässbündel anlehnen. Ob diese dem Holzparenchym des normalen Holzkörpers zu vergleichenden Zellenzüge gleichfalls ein zusammenhängendes System bilden, wie zu vermuthen ist, bedarf noch näherer Untersuchung. — Besonders fest ist das der Hauptmasse nach mechanische Zwischengewebe bei den Sträuchern und Steppenbäumchen der Gattungen Halimus, Caroxylon, Haloxylon etc. gebaut; auch die holzigen Stämmchen anderer Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen und Mesembryanthemen sind hier zu nennen.

Im Anhange an die Besprechung des secundären Dickenwachsthums der Phanerogamen ist noch in Kürze darauf hinzuweisen, dass auch bei einigen Kryptogamen[28]) secundäres Dickenwachsthum beobachtet worden ist. Bei den Ophioglosseengattungen Botrychium und Helminthostachys hat sich der primäre Centralcylinder durch Ausbildung eines parenchymatischen Markes stark erweitert; zwischen Leptom und Hadrom tritt ein allerdings nur kurze Zeit functionirender Cambiumring auf, der blos nach innen zu neue Gewebselemente und zwar Tracheiden abscheidet. — Der Verdickungsring des knollenförmigen Stammes von Isoëtes scheint blos die Aufgabe zu haben, das Speichersystem zu verstärken, wobei die neugebildeten Elemente in viel grösserer Schichtenzahl zur secundären Rinde als zum axialen Strange treten. Tracheiden sind im secundären Zuwachs blos hin und wieder bei Isoëtes lacustris und Durieui beobachtet worden.

Unter den Algen zeigen nur die Thallusstämme der Laminariaceen ein secundäres Dickenwachsthum. Bei einigen Arten scheint es das oberflächlich gelegene Assimilationsgewebe zu sein, welches durch fortgesetzte Tangential-



theilungen nach innen zu neues Gewebe abscheidet und dabei seine ursprüngliche Function mit zunehmendem Alter des Stammes allmählich aufgiebt. Bei Thalassiophyllum hört nach Rosenthal die verdickende Thätigkeit des Assimilationsgewebes (der »Bildungsschicht«) allmählich auf, dasselbe stirbt ab, worauf es in den peripherischen Theilen der »Aussenrinde« durch tangentiale Theilungen zur Bildung eines cambiumartigen, secundären Verdickungsringes kommt. Der Dickenzuwachs zeigt bei verschiedenen Laminariaceen eine an die Jahresringe des dicotylen Holzes erinnernde concentrische Schichtung.

Anmerkungen.

1) A. W. Eichler, Ueber die Verdickungsweise der Palmenstämme, Sitzungsberichte der Akademie der Wissensch. in Berlin 1886.

2) Vgl. die Bemerkungen von J. Sachs über die Correlation zwischen Dickenwachsthum und Laubkrone in den Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, I. Aufl. p. 184 und 195.

3) C. Nägeli, Ueber das Wachsthum des Stammes und der Wurzel, Beiträge zur wissensch. Botanik, Leipzig 1858, I, 4; Sanio, Ueber die Zusammensetzung des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863 p. 357 ff.; Derselbe, Jahrbücher f. wiss. Bot. IX. Bd. 1873; Velten, Bot. Ztg. 1875, p. 811; G. Haberlandt, Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems, 1879, p. 39ff.; Strasburger, Bau und Wachsthum der Zellhäute, 1882, p. 39 ff.; Derselbe, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen, Jena 1891; G. Krabbe, Das gleitende Wachsthum, Berlin 1886; K. Mischke, Beobachtungen über das Dickenwachsthum der Coniferen, Bot. Centralbl. 44. Bd. 1880; Fr. Krüger, Ueber die Wandverdickungen der Cambiumzellen, Bot. Ztg. 1892; W. Raatz, Die Stabbildungen im secund. Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. 23. Bd. 1892; A. Wieler, Ist das Markstrahlencambium ein Folgemeristem? Berichte d. d. bot. Ges. 1886; G. Haberlandt, Ueber das Markstrahlmeristem von Cytisus Laburnum, ebenda, 1886.

4) Th. Hartig, Forstl. Culturpflanzen, Berlin 1851; Hanstein, Untersuchungen über den Bau und die Entwickelung der Baumrinde, Berlin 1853; J. Moeller, Anatomie der Baumrinden, Berlin 1882; Schwendener, Mechanisches Princip, p. 143 ff.; E. Strasburger, Die Vertreterinnen der Geleitzellen im Siebtheile der Gymnospermen, Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Berlin, 1890; Derselbe, Die Leitungsbahnen etc. Jena 1891.

5) Th. Hartig, Forstl. Culturpflanzen, Berlin 1851; Derselbe, Zur vergl. Anatomie der Holzpflanzen, Bot. Ztg. 1859; Sanio, Ueber die Zusammensetzung des Holzkörpers, Bot. Ztg. 1863; J. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, Leipzig 1873; J. Moeller, Beiträge zur vergl. Anatomie des Holzes, Denkschriften der Wiener Academie 1876; A. de Bary, Vergl. Anatomie, p. 490 ff.; E. Strasburger, Die Leitungsbahnen etc. Dieses Werk enthält eine Fülle neuer Beobachtungen über den Bau des sec. Holzkörpers.

6) Die in diesem Buche vorgetragene Eintheilung der Elementarorgane des secundären Holzes lehnt sich vollständig an die von Sanio durchgeführte Eintheilung an, welche bisher was Uebersichtlichkeit und Klarheit betrifft, von keiner anderen Eintheilungsweise übertroffen wurde. Abgesehen von den Markstrahlen unterscheidet Sanio im secundären Holzkörper folgende Systeme von Elementarorganen: I. Parenchymatisches System: 1. Holzparenchym. 2. Ersatzfasern. II. Bastfaserähnliches System: 1. Einfache, ungetheilte

Holzzellen oder Holzfasern; »Libriform«. 2. Gefächertes Libriform. III. Tracheales System: 1. Tracheiden. 2. Gefässe.

7) Th. Hartig, Bot. Ztg. 1858; A. Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. 22. Bd. 1891.

8) Strasburger (Leitungsbahnen p. 468 ff.) nimmt im secundären Holzkörper, indem er sich auf den phylogenetischen Standpunkt stellt, blos zwei Gewebearten an, eine tracheale und eine parenchymatische, und lässt die mechanischen Elemente aus diesen beiden hervorgehen. Die Möglichkeit, dass die phylogenetische Entwickelung des secundären Holzes diesen Weg eingeschlagen hat, ist nicht ausgeschlossen, für wahrscheinlich halte ich sie nach dem oben im Text Gesagten (p. 505) nicht. —

Wenn Strasburger (l. c. p. 468 Anmerkung) sagt, dass ich von physiologischen Annahmen ausgehend, die Fasertracheiden aus Libriformfasern »hervorgehen« lasse, die thatsächlich mit den Fasertracheiden nichts zu thun hätten und aus dem parenchymatischen System abzuleiten seien, so beruht dies auf einem Missverständniss. Ich habe in diesem Werke selbstverständlich blos anatomisch-physiologische u. nicht phylogenetische Uebergangsreihen aufgestellt und hätte in der ersten Tabelle (p. 504) ebensogut die typischen Gefässe und Tracheiden, statt umgekehrt die Libriformfasern an die Spitze stellen können. Ueberdies verstehe ich unter Libriformfasern alle specifisch-mechanischen Elemente des Holzes, unbekümmert um ihre phylogenetische Bedeutung, während Strasburger unter den Libriformfasern (Holzfasern) blos bestimmte mechanische Elemente versteht, diejenigen nämlich, welche sich seiner Ansicht nach phylogenetisch vom Holzparenchym herleiten. Bei dieser Einengung des Begriffes hätte es freilich keinen Sinn, die Fasertracheiden von Libriformfasern ableiten zu wollen. Uebrigens muss ich nochmals betonen, dass die von mir im Text aufgestellten Uebergangsreihen keine histologischen Stammbäume sein sollen; ich glaube dies bereits in der I. Auflage (p. 359) deutlich genug betont zu haben.

9) E. Russow, Zur Kenntniss des Holzes, insonderheit des Coniferenholzes, Bot. Centralblatt, IV. Jahrg. 1883. — Vgl. ferner: H. Klebahn, Ueber Structur und Function der Lenticellen, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. I. Jahrg. H. 3, 1883.

10) Troschel, Untersuchungen über das Mestom im Holze der dicotylen Laubbäume, Inauguraldissertation, Berlin 1879; F. W. Krah, Ueber die Vertheilung der parenchymatischen Elemente im Xylem und Phloem der dicotylen Laubbäume, Inauguraldissertation Berlin 1883.

11) P. Schulz, Das Markstrahlengewebe und seine Beziehungen zu den leitenden Elementen des Holzes, Inaugural-Dissertation, Berlin 1882.

12) Citirt nach Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. Bd. p. 162.

13) A. Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse, Pringsheim's Jahrb. 22. Bd. 1891.

14) Vgl. L. Kny, Ueber das Dickenwachsthum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äusseren Einflüssen, Berlin 1882, und die daselbst citirte Litteratur; J. Wiesner, Untersuchungen über den Einfluss der Lage auf die Gestalt der Pflanzenorgane, I. Die Anisomorphie der Pflanze; Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. in Wien 101. Bd. 1892; Derselbe, Ueber Trophien, nebst Bemerkungen über Anisophyllie, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 13. Jahrg. 1895.

15) F. Gnentzsch, Ueber radiale Verbindung etc. Flora, 1888; E. Jahn, Holz und Mark an der Grenze der Jahrestriebe, Bot. Cbl. Bd. 59, 1894.

16) Sachs, Lehrbuch der Botanik, IV. Aufl. 1874, p. 784 ff.; H. d. Vries, Ueber den Einfluss des Druckes auf die Ausbildung des Herbstholzes, Flora 1805, p. 241; Derselbe, De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles, Archives Néerlandaises, T. XI. 1876; G. Krabbe, Ueber die Beziehungen der Rindenspannung zur Bildung der Jahrringe und zur Ablenkung der Markstrahlen, Sitzungsber. der Berliner Academie, 1882, p. 1093 ff.; E. Russow, Ueber die Entwickelung des Hoftüpfels, Neue Dörptsche Ztg. 1881; A. Wieler, Beiträge zur Kenntniss der Jahresringbildung und des Dickenwachsthums, Jahrb. f. wissensch. Bot. 18. Bd. 1887; R. Hartig, Untersuchungen aus dem forstbot. Institut zu München, I. 1880; Derselbe, Das Holz der Nadelwaldbäume, 1885; L. Jost

Ueber Dickenwachsthum und Jahresringbildung, Bot. Ztg. 1891; K. G. Lutz, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 13. Jahrg. 1895. Vgl. auch Beiträge zur wissensch. Bot., herausgeg. von M. Fünfstück, I. Bd.

E. Strasburger, Leitungsbahnen 1891, p. 945 ff.; R. Hartig, Ein Ringelungsversuch, Allg. Forst- und Jagdzeitung, 1889; Derselbe, Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes, forstl. naturw. Ztschr. III. Jahrg. 1894; G. Haberlandt, Ueber Jahresringbildung, zur Wahrung der Priorität, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1895.

17) L. Kny, Die Verdoppelung des Jahresringes, Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg 1879; K. Wilhelm, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1883.

18) C. Sanio, Ueber die Grösse der Holzzellen bei der gemeinen Kiefer, Jahrb. f. wissensch. Bot. VIII. Bd., p. 401 ff.

19) A. Braun, Ueber den schiefen Verlauf der Holzfaser und die dadurch bedingte Drehung der Stämme, Berlin 1854.

20) Vgl. H. Nördlinger, Die technischen Eigenschaften der Hölzer, Stuttgart 1860; Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches, Leipzig 1873; H. Molisch, Vergl. Anatomie des Holzes der Ebenaceen, Sitzungsberichte der Wiener Acad., 80. Bd. 1879; Derselbe, Ueber die Ablagerung von kohlensaurem Kalk im Stamme dicotyler Holzgewächse, ebendaselbst, 84. Bd. 1881; J. Gaunersdorfer, Beiträge zur Kenntniss der Eigenschaften und Entstehung des Kernholzes, ebendaselbst, 85. Bd. 1882; Temme, Ueber Schutz- und Kernholz, Landw. Jahrb. 14. Bd. 1885; E. Praël, Vergl. Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume, Pringsheim's Jahrb. f. wissensch. Bot. 19. Bd. 1888; A. Wieler, Ueber den Antheil des secundären Holzes der dicotyledonen Gewächse an der Saftleitung etc., ebenda 19. Bd. 1888.

21) A. de Bary, Vgl. Anatomie, p. 636 ff. (vgl. die daselbst citirte ältere Litteratur); L. Kny, Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Tracheiden, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. IV. Jahrg. 1886; P. Röseler, Das Dickenwachsthum und die Entwickelungsgeschichte der sec. Gefässbündel bei den baumartigen Lilien, Pringsheim's Jahrb. f. w. Bot. 20. Bd. 1889; E. Strasburger, Leitungsbahnen, p. 393 ff.; Kny's Angabe, dass die Tracheiden der secundären Gefässbündel der Dracaenen und Aloineen Zellfusionen seien, ist von Röseler widerlegt worden; Strasburger hat Röseler's Mittheilungen hierüber bestätigt.

22) Ueber den Bau der sog. Schwimmhölzer: A. Ernst, Ueber die Anschwellung des unter Wasser befindlichen Stammtheiles von Aeschynomene hispidula, Bot. Ztg. 1872; A. de Bary, Vgl. Anatomie, p. 514; E. Strasburger, Leitungsbahnen, p. 178 ff.; K. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen, II. Theil, 1891, VI. Wasserpflanzen. Nach Ernst sind die grossen dünnwandigen prismatischen Zellen der Stammanschwellung von Aeschynomene »bei inundirten Stämmen stets mit Wasser gefüllt, bei trocken gelegten Exemplaren leer«. Ist dies richtig, so kann Goebel's Annahme, dass die sog. Schwimmhölzer der Hauptsache nach aus einem biologisch dem Aërenchym gleichwerthigen Gewebe bestehen, nicht zutreffend sein.

23) Gaudichaud, Recherches sur l'organographie etc. des végétaux, Mem. présent. à l'Acad. d. sciences, Tome VIII, 1841; A. de Jussieu, Monogr. des Malpighiacées, Archives du Muséum T. III. 1843; H. Crüger, Einige Beiträge zur Kenntniss von sog. anomalen Holzbildungen des Dicotylenstammes, Bot. Ztg. 1850 und 1851; Bureau, Monogr. des Bignoniacées, Paris 1864; Fritz Müller, Bot. Ztg. 1866; Netto, Comptes rendus T. 57, 1863; Derselbe, Annales d. sc. nat. S. 4. T. 20 u. S. 5. T. 6; C. Nägeli, Dickenwachsthum des Stengels bei den Sapindaceen, München 1864; C. Sanio, Notiz über die Verdickung des Holzkörpers auf der Markseite bei Tecoma radicans, Bot. Ztg. 1864; L. Radlkofer, Monographie der Gattung Serjania, München 1875; Westermaier und Ambronn, Beziehungen zwischen Lebensweise und Structur der Schling- und Kletterpflanzen, Flora 1881; v. Höhnel, Die Entstehung der wellig-flachen Zweige von Caulotretus, Jahrb. f. w. Bot. 13. Bd. 1882; O. Warburg, Ueber Bau und Entwickelung des Holzes von Caulotretus heterophyllus Willd., Bot. Ztg. 1883; H. Schenck, Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten, II. Theil, Beiträge zur Anatomie der Lianen, Jena 1893. (Dieses Werk enthält ein erschöpfendes Litteratur-Verzeichniss); E. Gilg, Ueber die Anatomie

der Acanthaceengattungen Afromendoncia und Mendoncia, Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1893; O. Warburg, Ueber den Einfluss der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhaltes, ebenda 1893; H. Schenck, Ueber die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianenstämmen, Jahrb. f. wissensch. Bot. 27. Bd. 1895.

24) An verschiedenen Stellen seines eben citirten verdienstvollen (Werkes polemisirt Schenck gegen die Ansichten Westermaier's und Ambronn's, sowie gegen die von mir in der I. Aufl. dieses Buches ausgesprochenen Deutungen betreffs der Vortheile, die mit den geschilderten Eigenthümlichkeiten des Stammbaues der Lianen verknüpft sind. Soweit ich seine Einwendungen für berechtigt halte, ist dies bereits oben im Texte zum Ausdruck gekommen. In den Hauptpunkten halte ich aber an den früheren Darlegungen fest. Dies gilt insbesondere hinsichtlich der Auffassung Westermaier's und Ambronn's betreffs der auffallenden Weite der Gefässe und Siebröhren. Die Annahme Schenck's, dass die weiten Gefässe blos als Wasserreservoire dienen, ist durch nichts erwiesen, und wenn er betreffs der Siebröhren mit Hérail darauf hinweist, dass zahlreiche Kletterpflanzen auch enge Siebröhren besitzen, so ist darauf zu erwidern, dass auch anatomisch-physiologische Regeln Ausnahmen zulassen, dass aber aus dem Vorhandensein letzterer nicht ohne weiteres auf die Ungiltigkeit der Regel zu schliessen ist, sondern dass für die Ausnahmen zunächst besondere Erklärungen anzustreben sind. Uebrigens muss auch Schenck zugeben, dass die ungewöhnliche Weite der Siebröhren zahlreicher Kletterpflanzen sehr auffallend ist. »Es mag diese Erscheinung«, so sagt er, »in irgend einer uns noch unbekannten Beziehung zur kletternden Lebensweise stehen, vielleicht auch nur eine Correlationserscheinung vorstellen, indem der Weichbast eine analoge Differenzirung seiner Elemente erhält, wie das zugehörige Holz.« Man wird nicht behaupten können, dass mit diesen Worten etwas Besseres an die Stelle der klar und bestimmt lautenden Erklärung Westermaier's und Ambronn's gesetzt worden sei.

Schenck beanstandet (l. c. p. 27) auch unsere Auffassung, dass durch die Anomalien des Dickenwachsthums der Lianenstämme das Leptom im Innern und zwischen den zerklüfteten Holzkörpern in eine geschütztere Lage kommt. Er ist vielmehr der entgegengesetzten Ansicht, dass das zwischen harten und bis zu einem gewissen Grade verschiebbaren Holzkörpern eingekammerte Leptom bei starken Biegungen und Torsionen viel eher einem Drucke oder einer Quetschung ausgesetzt ist, wie das an der Peripherie befindliche Leptom. Dem entgegen ist zunächst zu bemerken, dass bei Biegungen und Torsionen die betreffenden Spannungen an der Peripherie ihr Maximum erreichen und gegen die Stammmitte zu immer geringer werden. Sodann ist darauf hinzuweisen, dass in Furchen des Holzkörpers oder in diesem vollständig eingeschlossene Leptomstränge sich genau so in einer mechanisch geschützten Lage befinden, wie der Leptomtheil eines primären Gefässbündels, der von einer Bastsichel umgeben wird.

25) Trecul, Comptes rendus T. 63, 1866; Fr. Schmitz, Sitzungsber. der naturf. Gesellsch. zu Halle 1874, Bot. Ztg. 1875; de Bary, Vergl. Anatomie p. 533, 616 ff., 623 ff.; J. E. Weiss, Anatomie und Physiologie fleischig verdickter Wurzeln, Flora 1880.

26) Die von L. Koch bei Crassulaceen, von Arth. Meyer bei Aconitum und von L. Jost bei Gentiana cruciata, Corydalis nobilis und ochroleuca, Aconitum Lycoctonum, Salvia pratensis und Sedum Aizoon studirten Zerklüftungen von Rhizomen und Wurzeln sind etwas ganz Anderes als die Zerklüftungen des Holzkörpers der Lianenstämme. Nach Jost's sorgfältigen Untersuchungen beruht hier die Zerklüftung auf dem Absterben gewisser Gewebepartien, nämlich derjenigen, die in directestem Zusammenhange mit den einjährigen Organen, den Blättern und Blüthenstengeln stehen, dieselben nach unten fortsetzen, gewissermaassen »ihre Spuren« darstellen. Die am Leben bleibenden Theile grenzen sich in der Regel durch Peridermbildung von den absterbenden Partien ab. Vgl. L. Koch, Untersuchungen über die Entwickelung der Crassulaceen, Heidelberg 1879; Arth. Meyer, Beiträge zur Kenntniss pharmaceutisch-wichtiger Gewächse, III. Ueber Aconitum Napellus, Archiv f. Pharmacie, Bd. 219, 1881; L. Jost, Die Zerklüftungen einiger Rhizome und Wurzeln, Bot. Ztg. 1890.

27) Die reiche Litteratur über das anormale Dickenwachsthum der Chenopodiaceen, Amarantaceen, Nyctagineen, der Phytolacca-Arten etc. findet man bei de Bary, Vergl. Anatomie p. 607 citirt. Betreffs der seither über diesen Gegenstand erschienenen Abhandlungen (und über anormales Dickenwachsthum überhaupt) ist auf Just's bot. Jahresbericht zu verweisen.



Das sehr complicirte anormale Dickenwachsthum des Cycadeenstammes ist bisher vom anatomisch-physiologischen Standpunkte aus noch nicht eingehender untersucht worden. Es genügt daher, wenn hier auf die Litteratur über diesen Gegenstand verwiesen wird: A. Brongniart, Recherches sur l'organisation de la tige des Cycadées, Annales d. sc. nat. 1. S. T. 16; v. Mohl, Ueber den Bau des Cycadeenstammes, Vermischte Schriften p. 195; Miquel, Ueber den Bau eines Stammes von Cycas circinalis, Linnaea, Bd. 18; Mettenius, Beiträge zur Anatomie der Cycadeen, Abhandl. der sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften VII. Bd.; A. de Bary Vgl. Anatomie, p. 625 ff.; E. Strasburger, Leitungsbahnen, p. 152 ff.

28) H. v. Mohl, Ueber den Bau des Stammes von Isoëtes lacustris, Verm. Schriften p. 122, W. Hofmeister, Beiträge zur Kenntniss der Gefässkryptogamen, I. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wissensch. Bd. IV; E. Russow, Vergl. Untersuchungen über die Leitbündelkryptogamen; E. Strasburger, Das botanische Practicum, II. Aufl. Jena 1887, p. 178, 179; O. Rosenthal, Zur Kenntniss von Macrocystis und Thallassiophyllum, Flora 1890.

Zusätze.

Da mit dem Druck der II. Auflage dieses Buches bereits im November 1895 begonnen wurde, so konnten bei der Abfassung des Manuskriptes blos die bis Oktober 1895 erschienenen Arbeiten berücksichtigt werden. Nachfolgende Zusätze beziehen sich hauptsächlich auf einige seither erschienene Abhandlungen, auf die ich noch nachträglich aufmerksam machen möchte.

Zu S. 100. Abgesehen von dem Vortheile, welcher in der raschen Trockenlegung sammetglänzender Laubblätter besteht, erblickt Stahl die Bedeutung der conischen Oberhautpapillen solcher Blätter auch darin, dass dieselben als optische Apparate, nämlich als Lichtfänge, oder besser gesagt Strahlenfänge fungiren. »Durch sie wird das Blatt befähigt, auch solche Strahlen aufzunehmen, die unter sehr grossem Einfallswinkel auf seine Fläche eintreffen und für Blätter von dem gewöhnlichen Bau, mit flacher Aussenwand der Oberhautzellen verloren sind.« Dadurch wird dann die Assimilation und namentlich auch die Transpiration begünstigt. Letzteres folgert Stahl u. a. daraus, dass Pflanzen mit Sammetblättern ganz vorwiegend blos in überaus feuchten Tropengegenden vorkommen. (E. Stahl, Ueber bunte Laubblätter, Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Vol. XIII. 1896.)

Dass schwach papillöse Epidermiszellen auch derart als optische Einrichtungen dienen können, dass sie als Sammellinsen fungiren, welche eine intensivere Durchleuchtung der seitenwandständigen Chlorophyllkörner in den subepidermalen Palissadenzellen bewirken und dadurch die Assimilation begünstigen, habe ich übrigens schon vor Jahren ausgesprochen. (G. Haberlandt, Die physiol. Leistungen der Pflanzengewebe, Schenk's Handbuch der Botanik, II. B. p. 579.)

Zu S. 103. Im Anschluss an die seitliche Verzahnung der Epidermiszellen ein- und desselben Organes wären noch die Nahtverbindungen der Hüllblätter verschiedener Blüthenknospen zu erwähnen, welche von Raciborski eingehender untersucht worden sind. Diese Nahtverbindungen an den Kanten der sich seitlich berührenden Blattorgane können auf zweierlei Art zu Stande kommen. Entweder wachsen die Epidermiszellen selbst zu zahnartigen Fortsätzen aus, die sich zwischen einander schieben (Zellennaht, z. B. bei den Kelchen der Onagrarieen, den valvaten Kronblättern der Rubiaceen, Asclepiadeen, Campanulaceen, Loranthaceen, Umbelliferen u. a.); oder die Verzahnung erfolgt blos durch Leisten und Zapfen der Epidermisaussenwände, resp. der Cuticula (Cuticularnaht, z. B. bei Hedera Helix). Bei den Rhizophoraceen u. a. kommen beiderlei Verzahnungsarten nebeneinander vor. In der Regel wird die Nahtverbindung durch den Druck von innen gelöst. Zuweilen bleibt aber die

Hülle geschlossen, oder sie wird, da die Nahtverbindung eine zu feste ist, zerrissen und abgeworfen; letzteres ist z. B. bei den Kronblättern von Vitis der Fall. (M. Raciborski, Die Schutzvorrichtungen der Blüthenknospen, Flora 1895, Ergänzungsband).

Auch der Verschluss der Gymnospermenzapfen nach der Bestäubung wird, wie v. Tubeuf gezeigt hat, durch ähnliche Nahtverbindungen bewerkstelligt. (K. v. Tubeuf, Beitrag zur Kenntniss der Morphologie, Anatomie und Entwickelung des Samenflügels der Abietineen etc., Ber. d. bot. Vereins in Landshut, XII. B. 1890—1892.)

Zu S. 107 und 108. In seiner oben erwähnten, sehr anregenden Abhandlung »Ueber bunte Laubblätter« hat Stahl die stärkere Erwärmung anthokyan-, resp. erythrophyllhaltiger Blätter und Blattpartien durch thermoelektrische Versuche nachgewiesen. Als Wärmequelle diente eine Gasflamme in Schmetterlingsform, die in einer Entfernung von 30 cm von dem senkrecht zur Oberseite beschienenen Blatt angebracht wurde. So erwärmten sich die rothen Blätter von Sarcanthus rostratus um 1,5—1,82° C. mehr, als die grünen. Bei Sempervivum tectorum betrug die Temperaturdifferenz 1,67°, bei Begonia heracleifolia var. nigricans 1,35°, bei Pelargonium peltatum 0,22°. Gleichsinnige Ergebnisse lieferten auch Schmelzversuche mit aufgestrichener Cacaobutter. Stahl erblickt den Vortheil dieser durch den rothen Farbstoff vermittelten Erwärmung einerseits in einer Förderung der Stoffwanderungs- und überhaupt der Stoffwechselprocesse, andererseits in einer Steigerung der Transpiration, letzteres namentlich im Hinblick auf das häufige Vorkommen rothgefleckter oder unterseits gleichmässig rother Blattspreiten bei Pflanzen sehr feuchter Standorte, zumal im tropischen Regenwalde. Ob aber bei Pflanzen, die doch zumeist in tiefem Schatten wachsen, durch das vorhandene Erythrophyll eine nennenswerthe Erwärmung, resp. Transpirationssteigerung erzielt wird, erscheint mir sehr zweifelhaft. Darüber könnten nur an den natürlichen Standorten durchgeführte Transpirationsversuche einen Aufschluss geben.

Zu S. 109. Nach Untersuchungen von Tubeuf sind auch bei Coniferen verschiedenartige Haarbildungen, besonders zum Zwecke des Knospenschutzes und an den Früchten, häufiger als man bisher angenommen. (K. v. Tubeuf, die Haarbildungen der Coniferen, Forstl.-naturwissensch. Zeitschrift 1896.)

Zu S. 191 und 192. Durch eine Reihe sorgfältiger Untersuchungen hat Czapek nachgewiesen, dass unter den unorganischen Stoffen, welche das Absorptionssystem der Wurzeln ausscheidet, nur Kali und Phosphorsäure in einigermassen reichlicher Menge zugegen sind und zwar in Form von primärem Kaliumphosphat, auf dessen saurer Reaktion auch die bleibende Röthung von Lakmuspapier durch die Wurzelausscheidungen beruht. Essigsäure oder Milchsäure wird nicht ausgeschieden, wohl aber nicht selten Ameisensäure und zwar wahrscheinlich als Kaliumformiat. Die durch Wurzeln bewirkten Corrosionserscheinungen, welche an Kalkstein, resp. Marmorplatten beobachtet worden sind, beruhen nach Czapek zum mindesten der Hauptsache nach auf der Ausscheidung von Kohlensäure, die im Imbibitionswasser der äusseren Zellwände und in den nächstbenachbarten Flüssigkeitsschichten des Bodenwassers gelöst ist. Czapek gelangt zu dieser Annahme auf Grund der Corrosionserscheinungen, die von Wurzeln an künstlich hergestellten Platten hervorgerufen werden, welche aus Substanzen von bekannter Löslichkeit in bestimmten Säuren bestehen. (Fr. Czapek, Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen, Jahrb. f. wissensch. Bot. 29. B. 1896.)

Zu S. 216. Wenn auch von Czapek in seiner eben erwähnten Abhandlung gezeigt wurde, dass Molisch's Angabe betreffs der häufigen Ausscheidung eines diastatischen Enzyms seitens der Phanerogamenwurzeln unrichtig ist, so verliert doch dadurch die Annahme, dass die Wurzelhaare entwickelnden phanerogamen Saprophyten Secrete ausscheiden, welche organische Stoffe zu lösen und absorptionsfähig zu machen vermögen, nicht an Wahrscheinlichkeit.

Zu S. 222. Im Anschluss an das Absorptionssystem der Saprophyten und Schmarotzerpflanzen wäre noch auf die Absorption der von den insektivoren Pflanzen »verdauten« Körperbestandtheile der gefangenen Insekten hinzuweisen. Die Aufnahme dieser Nährstofflösungen erfolgt in manchen Fällen wahrscheinlich blos durch die Epidermis, wie bei haarlosen Wurzeln (z. B. bei Sarracenia nach Batalin und Goebel). In anderen Fällen sind es vermuthlich die Digestionsdrüsen, die zugleich als Absorptionsorgane fungiren (Drosera, Dionaea, Pinguicula). Endlich giebt es auch Insektivoren, die eigene Absorptionsorgane besitzen, deren Hauptfunction wenigstens in der Aufnahme der verdauten Substanzen besteht. Hierher gehören nach Goebel die vierarmigen Absorptionshaare an der Innenseite der Blasen von Utricularia

vulgaris, die nach erfolgter Fütterung in ihren vier wurzelhaarähnlichen Fortsätzen zahlreiche Fetttropfen enthalten. Bei Drosophyllum lusitanicum sind nach Arth. Meyer und Dewévre wahrscheinlich die kleinen ungestielten Schuppenhaare (»Drüsen«) die Absorptionsorgane. (Batalin, Ueber die Funktion der Epidermis in den Schläuchen von Sarracenia und Darlingtonia, Acta horti Petropolitani, T. VII. K. Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen p. 177 ff. A. Mayer und Dewévre, Ueber Drosophyllum lusitanicum, Bot. Centralbl. 60. B. 1894.)

Zu S. 226. Von Treub wurde der in ernährungs-physiologischer Hinsicht höchst wichtige Nachweis erbracht, dass bei Pangium edule als erstes nachweisbares Product der Stickstoffassimilation Cyanwasserstoffsäure (Blausäure) auftritt. Er hat es ferner auch sehr wahrscheinlich gemacht, dass als besondere Bildungsstätten der Blausäure in den Laubblättern bestimmte Oberhautelemente, nämlich die Basilarzellen der Haare und Zellen mit Kalkoxalatdrusen anzusehen sind. Im Rindenparenchym und Mark der Sprosse sind eigene »Specialzellen« mit der Blausäurebildung betraut. Während aber in letzteren auch Eiweissbildung stattfindet, beschränken sich die ersteren auf Blausäureproduction. Nach Treub's Untersuchungen hat man es also in den erwähnten Elementarorganen von Pangium edule mit einem Stickstoff-Assimilationssystem zu thun, das dem Kohlenstoff-Assimilationssystem zur Seite zu stellen ist. Fernere Untersuchungen müssen lehren, ob und inwieweit dieses vorläufig noch vereinzelte Vorkommniss allgemeiner verbreitet ist. (M. Treub, Sur la localisation, le transport et le rôle de l'acide cyanhydrique dans le Pangium edule Reinw., Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Vol. XIII, 1895.)

Zu S. 249. Bemerkenswerthe Beobachtungen über Laubblätter mit trichterförmigen Assimilationszellen und über die Lagerung der Chloroplasten in denselben hat B. Jönsson mitgetheilt. (Zur Kenntniss des anatomischen Baues des Blattes, Acta Reg. Soc. Physiogr. Lund. T. VII. 1896.)

Zu S. 250. Von Lazniewski wurde jüngst gezeigt, dass in den Blättern der rosettenbildenden Alpenpflanzen (Saxifragen, Androsace villosa, helvetica, Draba aizoon, Cherleria sedoides u. a.) die Palissadenzellen häufig schräg abwärts orientirt sind und zwar bei isolateralem Bau des Blattes gewöhnlich auf beiden Seiten desselben. Er fasst diese Stellung im Sinne von Pick als eine Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse auf, ohne einen zwingenden Beweis dafür zu erbringen. Auch scheinen ihm Heinricher's und meine Einwürfe gegen die Pick'sche Auffassung unbekannt geblieben zu sein. (W. v. Lazniewski, Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen, Flora 82. B. 1896.)

Zu S. 335. Die auffallenden, Rosetten bildenden Zellen im Fruchtkörper der Lactarien werden von Istvánffi ihrer starken Turgescenz halber als mechanische Elemente aufgefasst. Sie sollen als sehr elastische »Elemente und Träger« die Säulenfestigkeit der Fruchtstiele herstellen. Istvánffi übersieht dabei, dass diese rosettenförmigen Zellgruppen seinen eigenen Beobachtungen zufolge die betreffenden Organe nicht continuirlich durchziehen, sondern zwar gestreckte, aber doch verhältnissmässig kurze, häufig wellenförmig hin- und hergebogene Gewebekörper vorstellen, die demnach keinesfalls mit einem System subcorticaler Fibrovasalstränge verglichen werden können. Dass diese Rosettenkörper regelmässig in der Mitte von einer Leitungshyphe, nach I. von einer Milchröhre durchzogen werden, deutet wohl bestimmt darauf hin, dass sie zur Stoffleitung, resp. Stoffspeicherung in Beziehung stehen. Vielleicht sind sie Wasserspeicher, worauf ihr dünner Plasmaschlauch und ihr reichlicher Zellsaft hinweisen. (Gy. v. Istvánffi, Untersuchungen über die physiol. Anatomie der Pilze etc., Jahrb. f. wissensch. Bot. 29. B. 1896.)

Zu S. 351. Ein ganz abweichend gebautes Wassergewebe umgiebt nach Schwendener die am oberen Ende der Blattstiele der Marantaceen auftretenden heliotropisch empfindlichen Gelenkpolster. Es besteht aus einem Mantel gestreckter, meist schräg aufwärts gerichteter Zellen, deren Längswände beim Welken nicht wellig verbogen werden, sondern gerade gestreckt bleiben. Die Mechanik der Volumverminderung bei Wasserabgabe ist hier demnach eine andere wie beim gewöhnlichen Wassergewebe. Sie charakterisirt sich dadurch, dass der Winkel, den die schief gestellten Zellen mit der Längsaxe bilden, beim Welken kleiner wird. Die peripherischen Enden derselben rücken in Folge dessen etwas nach innen, und die Dicke des Wassergewebes nimmt um ebensoviel ab. Dabei wird die Querschnittsform der Zellen zusammengedrückt, ihr in der Radialebene liegender Querdurchmesser wird kleiner. (S. Schwendener, das Wassergewebe im Gelenkpolster der Marantaceen, Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaft. zu Berlin, XXIV. B. 1896.)

Zu S. 378. Auskleidungen der Intercellularräume mit Schleimbelegen sind von Lazniewski in den Laubblättern vieler alpiner Primeln (Pr. Auricula, pubescens, rhaetica, viscosa, minima u. a.) und Gentianen (G. acaulis und imbricata) beobachtet und wohl mit Recht als Schutzmittel gegen zu starke Transpiration gedeutet worden. (W. v. Lazniewski, Beiträge zur Biologie der Alpenpflanzen, Flora 82. B. 1896.)

Zu S. 451. Betreffs der durch besondere Inhaltsstoffe ausgezeichneten Hyphen der Hydnen, Thelephoreen und Tomentellen vgl. Gy. v. Istvánffi, Untersuchungen über die physiolog. Anatomie der Pilze etc., Jahrb. f. wissensch. Bot. 29. B. 1896. Die Abhandlung enthält eine Anzahl interessanter Beobachtungsthatsachen, doch lässt ihre Deutung leider oft die nöthige Kritik vermissen. Vgl. ferner Van Bambeke, Contribution à l' étude des hyphes vasculaires des Agaricinés, Bull. de l' Acad. roy. de Belgique, 3. S. T. XXIII. 1892.

Zu S. 453. Von W. Froembling werden bei den Eucrotoneen epidermale Excretbehälter beschrieben, die eine hellgelbe, ölige Substanz von meist intensivem Geruch enthalten und sich durch ihre Gestalt von den benachbarten Epidermiszellen oft sehr auffallend unterscheiden. Zuweilen ragen sie blos papillenartig über die Blattfläche empor, andere sind hantelförmig, indem sie auch in das Mesophyll eine kugelförmige Ausstülpung treiben. In manchen Fällen (Croton eremophilus, Crotonopsis alutaris) werden sie zu tief in das Assimilationssystem hineinragenden Schläuchen, die ihre entwicklungsgeschichtliche Zugehörigkeit zur Epidermis kaum mehr erkennen lassen. Ein solch tiefes Hineinwachsen protodermaler Elemente in subepidermale Gewebe ist im Allgemeinen eine sehr seltene Erscheinung. (W. Froembling, Anatomisch-system. Untersuchung vom Blatt und Axe der Crotoneen und Euphyllantheen, Bot. Centralbl. B. 65, 1896. Vgl. auch Bachmann, Untersuchungen über die system. Bedeutung der Schildhaare, Flora 1886.)

Zu S. 475. Wenn ich Chauveaud recht verstehe, so erblickt derselbe bei Berberis in Plasmaumlagerungen und damit verbundenen Pressungen in der Epidermis der sensiblen Partie des Staubfadens die mechanische Ursache der Reizkrümmung. In ähnlicher Weise haben schon früher Vines und Gardiner die Reizbewegungen der Cynareen-Staubfäden und der Gelenkpolster von Mimosa pudica auf active Plasmacontractionen zurückzuführen versucht. Dass aber die Cohäsionsverhältnisse des mehr minder zähflüssigen Protoplasmas ganz entschieden gegen eine derartige Mechanik der Reizbewegungen sprechen, hat schon Pfeffer hervorgehoben. (Chauveaud, Mécanisme des mouvements provoqués du Berberis, Comptes rendus, T. 119.; Pfeffer, Zur Kenntniss der Plasmahaut und der Vacuolen etc., Abhandl. der math.-physik. Cl. der sächs. Gesellsch. der Wissensch.. XVI. B. 1890. p. 329 ff.)

Zu S. 476. Auf welche Weise in den Grasknoten auch die Collenchymstränge activ in die mit einer bestimmten Arbeitsleistung verbundene geotropische Krümmungsbewegung eingreifen, hat Pfeffer eingehend erörtert (Druck- und Arbeitsleistungen durch wachsende Pflanzen, Abhandl. der math.-phys. Cl. der k. sächs. Akademie der Wissensch. XX. Bd. 1893 p. 400 ff.)

Sachregister.

